ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
4
АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 72 (1987) № 4

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Буркова* и *Л. Б. Наместникова*

Сдано в набор 9.01.87. Подписано к печати 30.03.87. М-17112. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.30.
Усл. кр.-отт. 13.74. Уч.-изд. л. 16.08. Тираж 2386. Тип. зак. 1164.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.9 (—18) (57):56 (116.3)

В. А. Самылина

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФЛОРЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ В МЕЛОВОМ ПЕРИОДЕ

V. A. SAMYLINA. THE STAGES OF DEVELOPMENT OF THE NORTH-EAST ASIAN FLORA IN CRETACEOUS PERIOD

Обобщены данные о меловых флорах Северо-Востока Азии, полученные за последние 10 лет. В настоящее время в развитии меловой флоры этого региона с неокома по ранний кампан включительно можно выделить 9 этапов. Особенно быстро развивалась флора в середине мела, когда происходила смена типа флор — переход от мезофита к кайнофиту. Коренная перестройка флоры пришлась на чрезвычайно короткий отрезок времени — около 10 млн лет (средний—поздний альб). При этом исчезли или резко сократили свой систематический состав саговниковые, беннеттитовые, гинкговые и чекановскиевые, кардинально изменили родовой состав папоротники и хвойные, появились покрытосеменные. С позднего сеномана участие покрытосеменных во флорах быстро нарастает и они становятся доминирующей группой. Число реликтов мезофита во флорах на протяжении позднего мела неуклонно сокращается. Формообразование внутри реликтовых групп растений идет только на видовом уровне.

Познание развития флор прошлых геологических периодов — одна из важнейших задач палеоботаники. Эта, казалось бы, чисто научная проблема имеет прямой выход в геологическую практику: на выявлении этапности развития флор базируются биостратиграфия, а следовательно, и геологическое картирование континентальных отложений. Для анализа древних флор мною (Самылина, 1974) предложена концепция стратофлор. Под стратофлорой понимается совокупность тафофлор, соответствующих одному этапу в развитии флоры данного региона. Для каждой из стратофлор выделяется 1—2 типовые тафофлоры, наиболее полно и представительно отражающие данный этап развития палеофлоры региона, а также руководящий комплекс растений. Последний в сочетании с данными о соотношении между группами растений определяет степень своеобразия стратофлоры и отличия смежных стратофлор друг от друга.

Территория Северо-Востока Азии в меловой период входила в состав Сибирско-Канадской палеофлористической области, располагавшейся в поясе теплоумеренного климата (Вахрамеев, 1976). По данным на 1970 г., для Северо-Востока Азии мною (Самылина, 1974) был намечен сукцессионный ряд стратофлор с поздней юры по турон. За последнее десятилетие сведения о меловых флорах расширились, уточнены возраст и систематический состав некоторых тафофлор, и в настоящее время представляется возможным продлить сукцессионный ряд палеофлор Северо-Востока Азии по ранний кампан включительно. В статье основное внимание будет уделено новым данным.

В развитии меловой флоры Северо-Востока Азии с неокома по ранний кампан мною выделяются 9 этапов, которым соответствуют ожогинская, силяпская, буор-кемюсская, топтанская, арманская, аркагалинская, гребенкинская, валижгенская и барыковская стратофлоры. Списки и монографические описания типовых тафофлор ожогинской, силяпской, буор-кемюсской и топтанской стратофлор опубликованы (Принада, 1938; Самылина, 1960, 1964, 1967, 1974, 1976). За прошедшее десятилетие представления об этих стратофлорах не претерпели изменений, и здесь они подробно обсуждаться не будут. Ожогинская, силяпская и буор-кемюсская стратофлоры были проявлением флоры мезо-

©Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1987 г.

фита, в которой доминировали папоротники, цикадофиты, гинкговые, чекановскиевые, древние группы хвойных. Начиная с силяпской стратофлоры в раннемеловых флорах Северо-Востока постепенно накапливаются молодые элементы — представители родов папоротников и хвойных, а с буор-кемюсской стратофлоры — и покрытосеменных, которые получат широкое развитие во флорах позднего мела. Почти одновременно начинается постепенное обеднение флор за счет сокращения типичных для мезофита групп папоротников и голосеменных растений. Наиболее четко это обеднение проявилось в топтанской стратофлоре (средний альб).

В еще большей степени утверждение и расширение разнообразия молодых групп растений при одновременном сокращении роли элементов мезофита наблюдаются в следующей, арманской стратофлоре (поздний альб). Подробная характеристика этой стратофлоры по типовым тафофлорам из арманской и нараулийской свит рек Армань, Нельканджа и Хасын в Северном Приохотье опубликована (Самылина, 1974). Монографически эта стратофлора еще не описана, есть описания лишь отдельных растений (Филиппова, 1975; Самылина, 1976). Тафофлоры арманской стратофлоры известны также из пределов Ульинского прогиба и Омсукчанской угленосной площади (Самылина, 1976; Лебедев, 1979, 1983).

Арманская стратофлора своеобразна равноправным сочетанием в ней ранне- и позднемеловых элементов. Мелколистность как характерную морфологическую черту ранних покрытосеменных арманские покрытосеменные уже утрачивают. Выявление тафофлор топтанской и арманской стратофлор связано с определенными трудностями и может быть обеспечено лишь сочетанием по крайней мере двух условий — хорошей насыщенностью исследуемой толщи растительными остатками и тщательными послойными их сборами. Дело в том, что в захоронениях растений этих стратофлор древние (мезофитные) и молодые (кайнофитные) формы обычно не смешиваются друг с другом или одни явно преобладают над другими. Очевидно, в процессе перестройки типа флоры имело место не столько проникновение молодых элементов в старые, давно сложившиеся фитоценозы, сколько образование фитоценозов нового типа. На протяжении топтанского и арманского времени мезофитные и кайнофитные типы фитоценозов сосуществовали друг с другом, занимая, очевидно, разные экологические ниши, и в зависимости от изменения физико-географической обстановки в каждом конкретном районе поочередно сменяли друг друга, пока, наконец, кайнофитные ценозы окончательно не взяли верх над мезофитами.

В следующей, аркагалинской стратофлоре мы уже не наблюдаем это явление. Реликты мезофита в аркагалинское время не образовывали самостоятельных сообществ, а входили в состав кайнофитных ценозов как их естественная составная часть. Недавно мною закончена и подготовлена к печати первая монографическая обработка типовых тафофлор аркагалинской стратофлоры (ранний сеноман), происходящих из отложений аркагалинской свиты Аркагалинского угленосного бассейна и ольской свиты, развитой в пределах Ольского плато в Северном Приохотье. Кроме упомянутых районов, тафофлоры аркагалинской стратофлоры встречены в Ульинском прогибе, Первомайском угольном месторождении, на Восточной Чукотке (бассейны рек Амгуэмы и Леурваама) и в бассейне р. Пенжины. До сих пор из аркагалинской стратофлоры были описаны лишь отдельные растения (Криштофович, 1953; Ефимова, 1966; Филиппова, 1980; Самылина, 1983).

От предыдущей, арманской, аркагалинская стратофлора отличается прежде всего безусловным преобладанием в ее составе типично позднемеловых растений и доминированием хвойных. На хвойные приходится более 46 % от общего числа видов стратофлоры. По большей части это представители семейств *Pinaceae* и *Taxodiaceae*, а также *Cephalotaxaceae* и *Cupressaceae*. Особенно часты представители родов *Sequoia*, *Metasequoia*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Cephalotaxus*, *Taxites* и *Thuja*. Хвойные доминируют и по числу отпечатков в захоронениях.

Покрытосеменные в аркагалинской стратофлоре довольно разнообразны по родовому составу: *Cinnamomoides*, *Cocculus*, *Trochodendron*, *Trochodendroides*, *Hedera*, *Cercidiphyllum*, *Ziziphus*, *Diospyros*, *Celastrophyllum*, *Quereuxia* и др.

Обращает на себя внимание отсутствие остатков листьев платанообразных. По числу видов покрытосеменные составляют чуть более 21 % (т. е. заметно меньше, чем в арманской стратофлоре), однако по числу отпечатков они занимают едва ли не последнее место по сравнению с остальными группами растений. Во многих местонахождениях покрытосеменные вообще отсутствуют. Остатки покрытосеменных того или иного вида представлены обычно единичными отпечатками листьев. Исключение составляют лишь листовые остатки водного растения *Quereuxia angulata* (Newb.) Krysht., встречающиеся почти в каждом захоронении. Обязательным растением тафофлор аркагалинского уровня развития является и *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* Heer из чекановскиевых. В разрезах, отражающих фации заболоченных равнин и межгорных впадин, листья феникопсисов встречаются в большом количестве. Из чекановскиевых, кроме *Phoenicopsis*, найдены пучок листьев *Czekanowskia* и стробилы *Leptostrobus*.

Хвощевые, папоротники, цикадофиты и гинкговые в аркагалинской стратофлоре существенной роли не играли. Папоротники по систематическому составу довольно разнообразны и представлены родами *Osmunda*, *Coniopteris*, *Asplenium*, *Hausmannia*, *Cladophlebis*, *Lobifolia*, *Sphenopteris* и *Rhizomopteris*. Из них лишь *Asplenium* с кладофлебоидными перышками и *Cladophlebis septentrionalis* Hollick встречаются довольно часто. Цикадофиты (*Taeniopteris*) чрезвычайно редки. Гинкговые представлены тремя родами — *Ginkgo*, *Sphenobaiera* и *Pseudotorellia*. Чаще других встречаются листья гинкго как с цельной (*Ginkgo pilifera* Samyl.), так и с рассеченной (*G.* ex gr. *sibirica* Heer) листовыми пластинками.

Обычным компонентом захоронений аркагалинской стратофлоры являются крупные спорангии растения неизвестной систематической принадлежности — *Lokyma onkilonica* (Krysht.) Samyl. comb. nov. (=*Isoetites onkilonicus* Krysht.) (Криштофович, 1953 : 19). На других стратиграфических уровнях это растение не известно.

Доминирование хвойных отличает аркагалинскую стратофлору как от предшествующих, так и от последующих флор Северо-Востока Азии. Причиной временного отступления покрытосеменных, казалось бы, уже набравших силу на предыдущих этапах развития флоры, были, как мне кажется, мощные вулканические извержения, сменявшие друг друга на Северо-Востоке Азии на протяжении аркагалинского времени. В середине мелового периода здесь были широко распространены вулканические процессы, приведшие к формированию Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. И именно на аркагалинский этап развития флоры приходится максимум эксплозивного вулканизма, при котором в атмосферу выбрасывается огромное количество пирокластического материала, водяного пара и газов (CO_2, SO_2). Вследствие этого развиваются стойкая облачность и некоторое похолодание за счет уменьшения солнечной радиации. Сокращение эксплозивной активности вулканов на Северо-Востоке Азии в середине сеномана постепенно привело к рассеиванию стойкой облачности и потеплению. В результате в этом регионе восстановились хвойно-лиственные леса с участием платановых, но уже на новом эволюционном уровне по сравнению с арманской стратофлорой, где мы впервые с ними сталкиваемся. Этот новый этап в развитии меловой флоры Северо-Востока Азии отражен в гребенкинской стратофлоре.

Наиболее выразительно гребенкинская стратофлора представлена в разрезах верхней подсвиты кривореченской свиты в среднем течении р. Анадырь. В этом районе в ряде разрезов флороносные отложения на правобережье Анадыря согласно перекрываются морскими отложениями с фауной зоны *Inoceramus nipponicus*, датируемыми в настоящее время поздним сеноманом, а по мнению В. П. Похиалайнена и Г. П. Тереховой, — поздним сеноманом—ранним туроном (цит. по: Девятилова и др., 1980; «Решения. . .», 1982; Терехова, Филиппова, 1983). Есть данные, свидетельствующие, что на р. Убиенке (левобережье Анадыря) отложения кривореченской свиты перекрываются морскими отложениями турона (Терехова, 1970; Паракецов и др., 1974).

Из примерного списка гребенкинской стратофлоры, по данным на 1970 г. (Самылина, 1974). сейчас мною изымается позднемеловая флора р. Тап, которая здесь рассматривается в составе следующей, валижгенской стратофлоры. За последние 10 лет список флоры кривореченской свиты был существенно расширен в результате новых стратиграфических исследований на правобережье Анадыря (Филиппова, 1979; Лебедев, 1983). Монографического описания гребенкинской стратофлоры пока нет. Описаны лишь некоторые из входящих в нее видов (Криштофович, 1958; Филиппова, 1978, 1979, 1982). Есть основания полагать, что флористические комплексы из разрезов, относимых к кривореченской свите в южной части обсуждаемого района (р. Орловка и др.), древнее таковых в средней и северной его частях (Паракецов и др., 1974; Г. П. Терехова, 1985 г., устное сообщение) и, возможно, не относятся к гребенкинской стратофлоре. По-видимому, со временем список гребенкинской стратофлоры будет уточняться. Пока же, говоря о гребенкинской стратофлоре, следует опираться в основном на систематический состав флористических комплексов из отложений, залегающих непосредственно под морскими слоями с фауной зоны *I. nipponicus*. Возраст гребенкинской стратофлоры условно определяется мною как поздний сеноман—ранний турон.

Е. Л. Лебедев (1983) коррелирует с гребенкинской стратофлорой дукчандинский флористический комплекс из верхней части ульинской серии в Ульинском прогибе и холоковчанский флористический комплекс из верхов макковеемской свиты в верховьях р. Еропол.

В гребенкинской стратофлоре впервые в геологической летописи Северо-Востока Азии в заметном количестве появляются крупнолистные платанообразные — представители родов *Platanus*, *Credneria*, *Protophyllum*. Чрезвычайно характерны частая встречаемость и разнообразие листьев *Menispermites*, среди которых *M. macrovoensis* Philipp. в тафофлорах другого стратиграфического уровня пока не встречен, как и *Grebenkia anadyrensis* (Krysht.) E. Lebed. Обычны находки листочков сложных листьев *Dalbergites*, *Leguminosites* и недавно выделенного рода *Dalembia*. Наряду с названными встречаются представители и других родов покрытосеменных — *Magnoliiphyllum*, *Celastrophyllum*, *Ziziphus*, *Cissites*, *Sorbites*, *Sapindopsis* и др. По числу видов покрытосеменные гребенкинской стратофлоры составляют около 40 % от общего числа видов, и в захоронениях покрытосеменные часто представлены большим числом отпечатков.

Среди папоротников обычна *Birisia elissejevii* (Krysht.) Philipp., присутствуют *Gleichenia*, *Coniopteris*, *Arctopteris*, *Asplenium*, *Hausmannia*, т. е. преимущественно реликтовые роды. К реликтовым же растениям относятся цикадофиты и гинкговые (роды *Nilssonia*, *Pseudocycas*, *Taeniopteris*, *Ginkgo* и *Sphenobaiera*). Листья *Pseudocycas hyperborea* Krysht. в некоторых прослоях образуют скопления. Хвойные, за исключением *Araucarites anadyrensis* Krysht., представлены видами широкого вертикального распространения и принадлежат родам *Podozamites*, *Taxites*, *Sequoia*, *Thuja*, *Elatocladus*.

Гребенкинскую сменяет валижгенская стратофлора, под которой мною понимается совокупность тафофлор, происходящих из разрезов валижгенской свиты Северо-Западной Камчатки в районе мыса Конгломератового и на п-ове Елистратова (типовые тафофлоры), а также тафофлоры поперечнинской и тыльпэгыргынайской свит в северной части хр. Пекульней и три тафофлоры Северного Приохотья — из отложений чинганджинской свиты на реках Чинганджа и Кананыга и из разреза, картируемого как таватумская свита на р. Тап. Пока эти стратофлоры известны лишь по спискам и описаниям отдельных растений (Вахрамеев, 1966; Терехова, Филиппова, 1983, 1984; Герман, 1984а, б, 1985а, б; Самылина, 1984).

А. Б. Герман перечисленные тафофлоры на основании изучения позднемеловых флор Северо-Западной Камчатки и п-ова Елистратова распределяет между двумя этапами развития флоры Северо-Востока Азии — пенжинским и кайваямским. Выделение самостоятельных пенжинского и кайваямского комплексов для северо-запада Камчатки и п-ова Елистратова вполне обосновано — между ними есть определенные различия, но в других районах Северо-Востока Азии они пока не прослежены, и на современном уровне изученности позднемеловых флор у нас не может быть уверенности, что смена видов и доминантов во всем регионе происходила так же, как на юго-восточной его окраине.

Согласно данным М. А. Пергамента (1961), подтвержденным Германом (1984б, 1985б) на палеоботаническом материале, валижгенская свита Северо-Западной Камчатки в районе мыса Конгломератового замещается по простиранию морскими отложениями свиты пэль—эль и датируется как поздний турон—коньяк. Надежно датирована и тафофлора поперечнинской свиты, заключенной между морскими отложениями с фауной зоны *Inoceramus multiformis* (верхний турон) и зоны *I. yokoymai* (верхний коньяк—нижний сантон), что определяет возраст поперечнинской тафофлоры как раннеконьякский (Терехова, Филиппова, 1983); возможно, она захватывает конец турона и начало позднего коньяка. Так же Г. П. Терехова и Г. Г. Филиппова (1984) датируют и тыльпэгыргынайскую тафофлору, заключенную в одноименной свите. Последняя согласно перекрыта отложениями янрайской свиты с фауной зоны *I. yokoymai*. Фаунистический контроль названных выше тафофлор позволяет датировать валижгенскую стратофлору в целом как поздний турон—коньяк.

Наиболее яркая особенность валижгенской стратофлоры — присутствие большого количества крупнолистных платановых, представленных родами *Platanus*, *Credneria*, *Paraprotophyllum*, *Pseudoprotophyllum*. Именно на эту стратофлору приходится пик их разнообразия и количественного участия. Нередко крупные листья платанообразных образуют листовые кровли, что, очевидно, свидетельствует о том, что в отдельные моменты геологического времени они были доминантами лесных сообществ. Из других двудольных наиболее распространенными компонентами флористических комплексов этого уровня являются представители родов *Trochodendroides* и *Ziziphus*, обычны виды родов *Magnoliiphyllum*, *Lindera*, *Celastrophyllum*, *Menispermites*, *Cissites*, *Viburniphyllum*, *Dalembia*, *Quereuxia*. По числу видов покрытосеменные в тафофлорах валижгенского уровня составляют около 50 % и более.

Из папоротников в валижгенской стратофлоре присутствуют роды *Osmunda*, *Coniopteris*, *Arctopteris*, *Asplenium*, *Cladophlebis*; их листья не образуют больших скоплений. В тафофлорах валижгенской стратофлоры заметное участие принимают хвойные. Из них стоит обратить внимание на *Sequoia tenuifolia* (Schmalh.) Sveshn. er Budants., которая на Северо-Востоке Азии характерна именно для данного стратиграфического уровня. Остальные хвойные представлены видами широкого вертикального распространения из родов *Taxites*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Thuja*. Начиная с валижгенской стратофлоры во флорах Северо-Востока Азии перестают встречаться подозамиты.

На смену валижгенской приходит барыковская стратофлора. В качестве самостоятельного этапа в развитии флор Северо-Востока она была выделена недавно Германом (1985б). Пока эта стратофлора известна только по спискам (Василевская, Абрамова, 1974; Герман, 1985б). За типовые для барыковской стратофлоры мною принимаются тафофлоры из верхней части барыковской свиты в бухте Угольной и из верхней континентальной толщи быстринской свиты в районе мыса Валижген на северо-западе Камчатки. По-видимому, к этой же стратофлоре относятся и несколько более древняя тафофлора из верхов валижгенской свиты там же, в районе мыса Валижген, а также усть-эмунеретская тафофлора из центрально-чукотского сектора Охотско-Чукотского вулканогенного пояса (Лебедев, 1983; Герман, 1985б). Флороносная часть барыковской свиты в бухте Угольной зажата между морскими отложениями с фауной позднего сантона—раннего кампана и кампана, что определяет возраст барыковской тафофлоры как раннекампанский. Возраст барыковской стратофлоры в целом может быть датирован как сантон—ранний кампан.

По сравнению с предшествующей валижгенской стратофлорой в барыковской стратофлоре резко сокращается участие платановых. Это относится и к систематическому составу, и к частоте встречаемости — их находки единичны. Чаще других здесь встречается *Paraprotophyllum ignatianum* (Krysht. et Baik.) Herman. Доминирующими двудольными барыковской стратофлоры являются виды рода *Macclintockia* и «*Quercus*» *tchucotica* L. Abramova. Обычны для этой стратофлоры представители родов *Magnoliiphyllum*, *Ziziphus*, *Viburniphyllum*, *Cissites*, *Trochodendroides*, *Quereuxia*, встречаются и виды родов *Grewiopsis*, *Rhamnites*, *Hollickia*. Таким образом, крупнолистных форм среди барыковских покрытосеменных мало, преобладают некрупные узколистные формы.

Хвойные в барыковской стратофлоре немногочисленны и представлены видами широкого вертикального распространения, относящимися к родам *Sequoia*, *Metasequoia*, *Thuja*, *Taxites*. Другие группы голосеменных представлены реликтовыми цикадофитами (*Nilssonia*, *Cycadites*, *Pterophyllum*) и гинкго. Участие папоротников незначительно. Среди них особо следует отметить появление в геологической летописи Северо-Востока Азии рода *Onoclea*. Наряду с ним встречаются *Osmunda*, *Asplenium*, продолжают существование реликтовые роды — *Arctopteris* и *Hausmannia*.

Более поздние флоры Северо-Востока Азии изучены пока недостаточно. По данным Н. Д. Василевской и Л. Н. Абрамовой (1974), во флорах позднего маастрихта—дания в районе бухты Амаам (Корякское нагорье) покрытосеменные представлены по большей части новыми видами и даже родами. Хвойные почти не меняют своего систематического состава до конца мелового периода (или мы не умеем различать их виды по морфологическим признакам). Среди молодых папоротников, помимо *Onoclea*, появляется *Woodwardia*. Цикадофиты в послебарыковское время на территории Северо-Востока Азии не известны.

Охарактеризованные здесь стратофлоры составляют сукцессионный ряд палеофлор. Их преемственность вытекает из анализа систематического состава флористических комплексов. Во многих случаях последовательность стратофлор и их возраст подтверждаются геологическими данными. В пределах Зырянского угленосного бассейна (левобережье р. Колымы) флороносные континентальные отложения, заключающие эталонные тафофлоры ожогинской, силяпской и буор-кемюсской стратофлор, составляют единую толщу. Нижняя возрастная граница буор-кемюсской стратофлоры в пределах Умкувеемской и Айнахкургенской впадин контролируется морскими отложениями с фауной. На Омсукчанской угленосной площади (правобережье р. Колымы) отложения омсукчанской свиты, заключающие тафофлоры силяпской и буор-кемюсской стратофлор, согласно перекрываются отложениями топтанской свиты с эталонной тафофлорой топтанской стратофлоры. В пределах той же Омсукчанской угленосной площади топтанская свита перекрывается отложениями зоринской свиты с тафофлорой, соответствующей арманской стратофлоре. Взаимоотношения между топтанской и зоринской свитами не вполне ясны, но, судя по явной преемственности тафофлор топтанской и зоринской свит, перерыв в осадконакоплении между ними если и был, то незначительный. В пределах Северного Приохотья вулканогенно-осадочные отложения, заключающие арманскую стратофлору, лежат заведомо ниже вулканитов с тафофлорами аркагалинской стратофлоры.

Предложенная мною последовательность меловых палеофлор, основанная на изучении разрозненных, подчас значительно удаленных друг от друга тафофлор, подтверждена многолетними стратиграфическими и палеоботаническими исследованиями Лебедева (1979, 1983; Громов и др., 1980) в Ульинском прогибе. Здесь, на юго-западной окраине Охотско-Чукотского вулканогенного пояса, в пределах единой геологической структуры он выявил последовательно сменявшие друг друга флористические комплексы, которые по систематическому составу и соотношению между группами растений соответствуют выделенным мною ранее стратофлорам: ядринский комплекс — буор-кемюсской стратофлоре, еманринский комплекс — топтанской стратофлоре, аринский и уенминский комплексы — арманской стратофлоре, усть-амкинский и гырбыканский комплексы (=амкинская флора) — аркагалинской стратофлоре и дукчандинский комплекс — гребенкинской стратофлоре. При этом в двух разрезах установлено непосредственное залегание отложений с амкинской флорой на отложениях с аринским комплексом, в одном разрезе — отложений с дукчандинским комплексом на отложениях с амкинской флорой (Лебедев, 1983).

Та же последовательность в смене палеофлор прослежена Лебедевым в Пенжинско-Анадырском секторе Охотско-Чукотского вулканогенного пояса (Филатова и др., 1977; Дворянкин и др., 1983).

Как видно из изложенного выше, во флорах раннего кайнофита Северо-Востока Азии в течение довольно длительного времени продолжали существовать некоторые элементы мезофита. Уже отмечалось, что они не образовывали самостоятельных сообществ начиная с аркагалинской стратофлоры. Условную границу между мезофитом и кайнофитом, которая по-прежнему проводится мною между топтанской и арманской стратофлорами, пережили следующие роды, расцвет которых приходится на мезофит: папоротники — *Coniopteris*, *Birisia*, *Arctopteris*, цикадофиты — *Nilssonia*, *Pterophyllum*, *Pseudocycas*, *Taeniopteris*, возможно, *Ctenis* и *Heilungia*, гинкгофиты — *Ginkgo*, *Sphenobaiera*, *Pseudotorellia*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, хвойные — *Podozamites*. Время их существования и степень участия в составе флор раннего кайнофита неодинаковы. Из перечисленных родов, пожалуй, лишь *Phoenicopsis* был содоминантом низинных лесов аркагалинского времени (ранний сеноман). Остальные реликтовые роды занимали подчиненное положение во флоре, хотя, судя по скоплениям листьев в захоронениях, некоторые из них при благоприятном стечении экологических факторов в конкретном районе в отдельные моменты позднемеловой эпохи могли образовывать монодоминантные густые заросли.

Таблица дает представление о том, как постепенно на протяжении позднего мела реликтовые формы исчезали из состава флоры Северо-Востока Азии. Некоторые из них просуществовали в позднемеловых флорах очень недолго (*Czekanowskia*, *Pseudotorellia*), другие — почти до конца мела (*Arctopteris*). *Ginkgo* на Северо-Востоке Азии обитал длительное время и в третичном периоде, по крайней мере до эоцена.

Аналогичная картина, но не столь ярко выраженная, наблюдается в южной части Дальнего Востока и на Аляске. Всю эту территорию В. А. Вахрамеев (1981) рассматривает как Северо-Тихоокеанский рефугиум, очерчивая его границы преимущественно по встречаемости в составе позднемеловых флор листьев *Nilssonia*. В других регионах Земли перечисленные выше роды мезофита, кроме *Ginkgo*, вымирают к концу альба.

Интересно, что роковой рубеж ломки и перестройки флор не всегда переживали наиболее «сильные» роды, игравшие в мезофите Северо-Востока Азии доминирующую роль. Среди них были и растения, всегда занимавшие во флорах мезофита подчиненное положение и приуроченные, по-видимому, к узким экологическим нишам, как например, *Haustannia*, *Ctenis*, *Pterophyllum*. Видообразование внутри реликтовых родов не прекращалось. В тех случаях, когда есть возможность более тонкого анализа морфологии или эпидермального строения листьев, каждый раз оказывается, что реликтовые роды представлены новыми видами, характерными именно для данного отрезка геологического времени, а не видами, перешедшими из флор предыдущих этапов (Самылина, 1983). Новые таксоны выше вида внутри реликтовых групп растений не образуются.

Суммируя современные данные об эволюции флоры на Северо-Востоке Азии в течение мелового периода, можно сказать следующее. Флора на обсуждаемом отрезке времени, т. е. на протяжении примерно 79 млн лет, развивалась довольно быстро, особенно в середине мела. В начале мелового периода, вплоть до раннего альба, флора имела сугубо мезофитный облик при доминировании папоротников и разных древних групп голосеменных. Начиная с сеномана флора приобретает уже типично кайнофитный облик. Коренная перестройка флоры произошла за чрезвычайно короткий отрезок времени — средний—поздний альб (около 10 млн лет). В течение этого времени активно формировались ассоциации нового типа, на данном этапе сосуществовавшие наряду со старыми мезофитными ассоциациями. К началу позднего мела распад структуры мезофитных биоценозов в основном завершается и сохранившиеся во флоре реликты мезофита уже не образуют самостоятельных ассоциаций.

Покрытосеменные на Северо-Востоке Азии впервые появляются в раннем альбе в недрах флоры мезофита (буор-кемюсская стратофлора) и на протяжении раннего—среднего альба (буор-кемюсская и топтанская стратофлоры) имеют еще ограниченное распространение. Очевидно, в это время они занимали узкие экологические ниши и не всегда попадали в захоронения. В позднем альбе (арманская стратофлора) покрытосеменные встречаются уже регулярно и образуют вместе с молодыми элементами флоры, главным образом хвойными, самостоятельные растительные сообщества. Затем на короткое время (аркагалин-

Распространение элементов мезофита
во флорах раннего кайнофита на Северо-Востоке Азии

Растения	Флористический комплекс Thaunia—Kolymella	Арманская стратофлора	Аркагалинская стратофлора	Гребенкинская стратофлора	Валижгенская стратофлора	Барыковская стратофлора	Флористический комплекс рарыткинской свиты
Heilungia	—						
Ctenis	—				— ? —		
Acrostichopteris	- - -	—					
Pseudotorellia	- - -	- - -	—				
Czekanowskia	- - -	—	—				
Pseudocycas?				—			
Taeniopteris	- - -	—	—	—			
Sphenobaiera	—	—	—	—			
Podozamites	- - -	—	- - -	—			
Birisia	—	—	—	—	— ? —		
Coniopteris	—	—	—	—	—		
Onychiopsis	- - -	- - -	- - -	—	—		
Desmiophyllum	—	—	—	—	—		
Ginkgo ex gr. *sibirica*	—	—	—	—	—		
Hausmannia	—	—	—	—	—	—	
Pterophyllum	- - -	—	- - -	- - -	- - -	—	
Phoenicopsis	—	—	—	—	- - -	—	
Nilssonia	—	—	—	—	—	—	
Arctopteris	—	—	—	—	—	—	—
Ginkgo ex gr. *adiantoides*	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Сплошная линия — присутствие, штриховая — предполагаемое присутствие, знак вопроса (?) — неуверенное определение.

ская стратофлора) количество покрытосеменных существенно сокращается. В связи с резким увеличением активного вулканизма в регионе и наступившим похолоданием они временно уступают свое место хвойным. Начиная с позднего сеномана (гребенкинская стратофлора) количество покрытосеменных неуклонно увеличивается и они быстро становятся доминирующей группой во флорах, не сдавая своих позиций до конца третичного периода.

Среди меловых двудольных особо обращает на себя внимание сем. *Platanaceae*. Вполне достоверные платановые впервые появляются на Северо-Востоке Азии в позднем альбе (арманская стратофлора). Их роль и участие во флорах быстро нарастают, вплоть до конца коньяка. В позднем туроне—коньяке в отдельные моменты геологического времени крупнолистные представители этого семейства образовывали монодоминантные леса. В последующий отрезок мелового периода платановые, хотя и продолжали существовать на Северо-Востоке Азии, но сколько-нибудь заметного участия во флорах уже не принимали.

На протяжении мелового периода существенную роль во флорах Северо-Востока Азии играли хвойные. В отличие от других групп голосеменных, которые почти прекратили свое существование при переходе от мезофита к кайнофиту, хвойные при перестройке типа флоры резко изменили свой систематический состав и остались во флорах в качестве полноправного члена. Пик их разнообразия и количественного участия приходится на ранний сеноман (аркагалинская стратофлора), когда они занимали доминирующее положение и образовывали хвойные или хвойно-феникопсисовые леса.

Остальные группы голосеменных (саговниковые, беннеттитовые, гинкговые, чекановскиевые) играли существенную роль только во флорах мезофита. Во флорах кайнофита отдельные роды, относящиеся к этим группам растений, существовали на положении реликтов.

Папоротники, как и хвойные, на рубеже мезофита и кайнофита изменили свой систематический состав. К концу мелового периода, постепенно утрачивая реликтовые элементы, эта группа оказывается в целиком обновленном виде. Однако в отличие от хвойных существенное участие в составе флор мезофита папоротники не принимали.

Остальные группы споровых растений на протяжении мелового периода играли во флорах одинаково малоприметную роль.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская Н. Д., Абрамова Л. Н. Флористические комплексы верхнемеловых отложений Корякско-Анадырской области. — В кн.: Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л., 1974, с. 31—37. — *Вахрамеев В. А.* Позднемеловые флоры Тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1966, № 3, с. 76—87. — *Вахрамеев В. А.* Развитие меловых флор северной части Тихоокеанского пояса. Международный геологический конгресс, 25-я сессия. Докл. советских геологов. Палеонтология. Морская геология. М., 1976, с. 128—137. — *Вахрамеев В. А.* Развитие флор в средней части мелового периода и древние покрытосеменные. — Палеонтол. журн., 1981, № 2, с. 3—14. — *Герман А. Б.* Новый род платанообразных покрытосеменных из верхнемеловых отложений Камчатки. — Палеонтол. журн., 1984а, № 1, с. 71—79. — *Герман А. Б.* О возрасте валижгенской свиты Камчатки и полуострова Елистратова по палеоботаническим данным. — Сов. геология, 1984б, № 11, с. 60—69. — *Герман А. Б.* Первая находка покрытосеменных рода *Ternstroemites* в СССР (поздний мел Камчатки). — Палеонтол. журн., 1985а, № 1, с. 138—141. — *Герман А. Б.* Покрытосеменные позднего мела Камчатки и бухты Угольной и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. . . . канд. геол.-мин. наук. М., 1985б. 25 с. — *Громов В. В., Лебедев Е. Л., Ставцев А. Л.* Геологическое строение Ульинского прогиба (Приохотье). — Сов. геология, 1980, № 3, с. 74—85. — *Дворянкин А. И., Лебедев Е. Л., Филатова Н. И.* О возрасте Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. — Бюл. МОИП, 1983, т. 58, № 2, с. 113. — *Девятилова А. Д., Невретдинов Э. Б., Филиппова Г. Г.* Стратиграфия верхнемеловых отложений бассейна среднего течения р. Анадырь. — Геология и геофизика, 1980, № 12, с. 62—70. — *Ефимова А. Ф.* Верхнемеловая флора бассейна р. Амгуэмы. — Матер. по геолог. и полезн. ископаемым Сев.-Вост. СССР, 1966, № 19, с. 172—180. — *Криштофович А. Н.* Некоторые загадочные растения меловой флоры и их значение для филогении. — В кн.: Тр. ВСЕГЕИ. Палеонтол. и стратиграфия. Л., 1953, с. 17—30. — *Криштофович А. Н.* Меловая флора бассейна р. Анадыря. Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника, 1958, вып. 3, с. 7—71. — *Лебедев Е. Л.* Палеоботаническое обоснование стратиграфии меловых вулканогенных образований Ульинского прогиба (Охотско-Чукотский вулканогенный пояс). — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979, № 10, с. 25—39. — *Лебедев Е. Л.* Развитие меловых флор Северо-Восточной Азии и фитостратиграфия Охотско-Чукотского вулканогенного пояса: Автореф. дис. . . . д-ра геол.-мин. наук. М., 1983. 46 с. — *Паракецов К. В., Похиалайнен В. П., Терехова Г. П.* Биостратиграфическое расчленение меловых отложений Анадырского региона. — В кн.: Основные проблемы биостратиграфии и палеогеографии Северо-Востока СССР. Ч. 2. Мезозой. Магадан, 1974, с. 196—226. — *Пергамент М. А.* Стратиграфия верхнемеловых отложений Северо-Западной Камчатки (Пенжинский район). — Тр. ГИН АН СССР, 1961, вып. 39. 147 с. — *Принада В. Д.* Материалы к познанию мезозойской флоры бассейна р. Колымы. — Матер. по изуч. Колымско-Индигирск. края. Сер. 2. Геол. и геоморфол., 1938, вып. 13. 68 с. — *Решения* II межведомственного стратиграфического совещания по мелу, палеогену и неогену Корякского нагорья, Камчатки, Командорских островов и Сахалина (Петропавловск-Камчатский, 1974). Петропавловск-Камчатский, 1982. 131 с. — *Самылина В. А.* Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Колымы. — Ботан. журн., 1960, т. 45, № 3, с. 335—352. — *Самылина В. А.* Мезозойская флора левобережья р. Колымы. 1. Хвощевые, папоротники, цикадовые, беннеттитовые. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1963, вып. 5, с. 40—79. — *Самылина В. А.* Мезозойская флора левобережья р. Колымы. 2. Гинкговые, хвойные. Общие главы. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника, 1967, вып. 6, с. 134—175. — *Самылина В. А.* Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР. К проблеме становления флоры кайнофита. — 27 Комаровские чтения. Л.: Наука, 1974. 56 с. — *Самылина В. А.* Меловая флора Омсукчана (Магаданская область). Л.: Наука, 1976. 207 с. — *Самылина В. А.* Чекановскиевые и гинкговые — реликты мезофита в позднемеловой флоре Аркагады (верховья р. Колымы). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 78—86. — *Самылина В. А.* Позднемеловая флора р. Тап (Северное Приохотье). — Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, 1984, т. 27, с. 236—247. — *Терехова Г. П.* Охотская складчатая область. — В кн.: Геология СССР, т. 30, кн. 1, 1970, с. 378—405. — *Терехова Г. П., Филиппова Г. Г.* О строении и возрасте поперечнинской свиты (хребет Пекульней, Северо-Восток СССР). — ДАН АН СССР, 1983, т. 269, № 4, с. 911—914. — *Терехова Г. П., Филиппова Г. Г.* Тыльпэгыргынайская свита и ее флористический комплекс (хребет Пекульней, Северо-Восток СССР). — ДАН АН СССР, 1984, т. 278, № 6, с. 1443—1445. — *Филатова Н. И., Дворянкин А. И., Лебедев Е. Л., Цукерник А. В.* Стратиграфия меловых отложений Охотско-Чукотского вулканического пояса (бассейн р. Пенжины, Еропола, Анадыря). — Бюл. МОИП, 1977, т. 52, № 2, с. 67—82. — *Филиппова Г. Г.* Ископаемые покрытосеменные растения из бассейна р. Армань: Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер., 1975, т. 27 (130), с. 60—75. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые покрытосеменные из бассейна р. Анадырь. — Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 138—144. — *Филиппова Г. Г.* Сеноманская флора реки Гребенка и ее значение для стратиграфии. — В кн.: Дальневосточная палеофлористика: Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер., 1979, т. 53 (156), с. 91—115. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые хвойные междуречья Армань—Ола (Северное Приохотье). — Колыма, 1980, № 9, с. 22—24. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые покрытосеменные из бассейна р. Анадырь. — Мат. по геолог. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, 1982, № 26, с. 69—75.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 IX 1985.

SUMMARY

The data concerning floras of the Cretaceous period in the North-East Asia obtained during the last 10 years are summarized. They make possible to extend the successive series of the Cretaceous paleoflora suggested by the author (Samylina, 1974). We can now distinguish 9 stages in the development of Cretaceous flora of this region. These are Ozhogina, Siliap, Buor-Kemiuss, Toptan, Arman, Arkagala, Grebenka, Valizhgen and Baryk stratofloras accordingly, which replaced each other from the Neocomian up to the Early Campanian periods inclusive. The development was especially rapid in the middle of the Cretaceous when the succession of the flora type took place, e. g. the transition from Mesophytic to Cenophytic. The radical change in the flora occurred very fast in the course of about 10 million years (Middle-Late Albian). Simultaneously, Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales and Czekanowskiales disappeared or their systematic composition was much reduced. Ferns and conifers essentially changed their systematic composition too, and angiosperms appeared. The participation of the latter in the floras increased steadily beginning from the Late Cenomanian and so they soon became the dominant group. The number of Mesophytic relicts in the floras decreased gradually in the course of the Late Cretaceous. The formation of new taxa within the groups of relict plants continued but never above the species level.

УДК 537.533.35 : 665.347.4

М. Ф. Данилова, Т. К. Кашина

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЖЕЛЕЗИСТЫХ ЧЕШУЕК *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ВОЗМОЖНЫМ УЧАСТИЕМ В СИНТЕЗЕ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ И ГИББЕРЕЛЛИНОВ

M. F. DANILOVA, T. K. KASHINA. ULTRASTRUCTURE OF GLANDULAR SCALES IN *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR POSSIBLE INVOLVEMENT IN THE SYNTHESIS OF STEROID HORMONES AND GIBBERELLINS

С помощью методов световой и электронной микроскопии изучены железистые чешуйки листовых зачатков и листьев разных ярусов (площадью от 0.36 до 94 см^2) вегетирующих (с непрерывного освещения, НО) и цветущих (с короткого дня, КД) растений периллы масличной *Perilla ocymoides.* Агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР) является преобладающей органеллой чешуйки, начиная от выхода ее из эмбрионального состояния и практически до отмирания как на НО, так и на КД. Лейкопласты в клетках чешуйки на эмбриональной фазе ее развития, особенно у растений на НО, переполнены осмиофильным содержимым. Интенсивное развитие АЭР коррелирует с утратой пластидами осмиофильного содержимого. Ультраструктура железистой чешуйки периллы масличной соответствует функции секреции терпенов — основных компонентов эфирного масла — и вместе с тем может характеризовать ее как образование, ответственное за выработку стимула цветения (стероидного гормона) и его возможного предшественника (гиббереллина).

У фотопериодически чувствительных растений переход от роста к репродукции зависит от продолжительности ежесуточного освещения и слагается из трех фаз: событий в листе, передачи стимула (или ингибитора) цветения в меристему и переключения меристемы с одного пути развития на другой. Во время листовой фазы фотопериодизма на основе восприятия внешнего сигнала времени и его физиологической трансформации в форму регуляторов цветения происходит выбор пути развития, т. е. осуществляется фотопериодическая индукция (Evans, 1969; Аксенова и др., 1973).

Приуроченность реакций, провоцируемых фотопериодом, к тканевым и клеточным компонентам листа еще не ясна, и поиски структур, ответственных за индукцию цветения, составляют актуальную проблему.

В прошлом были сделаны попытки рассматривать различные трихомы на листьях многих растений как структуры, способные реагировать на освещенность (Haberlandt, 1924). В последние годы появились работы, в которых высказывается предположение об участии секреторных образований растений в репродуктивных процессах (см. Васильев, 1977). Эти два положения дают основание обратить более пристальное внимание на железистые трихомы тех видов растений, которые обладают качественной фотопериодической реакцией. К этим видам принадлежит классическое короткодневное растение перилла масличная *Perilla ocymoides.*

Физиологи показали, что у представителей рода *Perilla* в отличие от других видов не только целое растение, но и отчлененные листья и даже части листьев могут быть индуцированы (Lona, 1959; Мошков, 1961; Zeevaart, 1969). Вместе с тем из работ морфологов известно, что все надземные органы у представителей сем. *Lamiaceae* густо опушены различными трихомами (Bailey, 1951). Встает вопрос, причастны ли железистые трихомы листа периллы масличной к фотопериодической индукции цветения?

Детальное изучение структуры этих трихом, по мнению авторов, если и не даст прямого ответа на этот вопрос, то по меньшей мере будет способствовать дальнейшему развитию исследований в этом направлении. Эти соображения и послужили стимулом к выполнению данной работы, целью которой было свето- и электронно-микроскопическое изучение железистых образований листа периллы масличной: железистых чешуек и железистых волосков. Данное сообщение посвящено железистой чешуйке.

Материал и методика

Периллу масличную *Perilla ocymoides* L., сорта Новинка выращивали в лаборатории светофизиологии Агрофизического института в установках с люминесцентными лампами при освещенности 4500—8000 лк при непрерывном освещении, на длинном 20-часовом и на коротком 8-часовом дне в опытах 1976—1983 гг. К концу опытов растения были в возрасте 1.5—3 мес, достигли высоты 15—70 см, имели по 8—16 ярусов листьев и в зависимости от режима выращивания продолжали расти или переходили к репродукции.

С помощью световых микроскопов железки изучали прижизненно и на постоянных препаратах. В последнем случае почки и вырезки из листьев фиксировали по Карнуа, заключали в парафин, резали на микротоме, окрашивали генциан-фиолетовым по Ньютону. Со срезов, а также с полосок эпидермы, снятой со свежих листьев с помощью лезвия бритвы, выполнены рисунки с использованием рисовального аппарата РА-4.

Для электронно-микроскопического изучения почки и вырезки из листьев фиксировали в основном глутаровым альдегидом с дополнительной фиксацией OsO_4, заключали в эпон или аралдит, получали ультратонкие срезы, контрастировали их уранилацетатом и цитратом свинца, изучали и фотографировали, используя электронные микроскопы Tesla BS 500 и JEM 7A. Всего исследованы 38 образцов железистых чешуек, взятых на разных этапах развития (до и во время секреции) с листовых зачатков и листьев разных ярусов (площадью от 0.36 до 94 $см^2$) вегетирующих и цветущих растений *P. ocymoides*.

Результаты исследования

Данные световой микроскопии

У *P. ocymoides* бо́льшая часть надземных органов (стебли, листья, чашелистики и лепестки) покрыта простыми и железистыми трихомами. Железистые трихомы возникают из единственной клетки протодермы, несколько выступающей над поверхностью соседних клеток. После двух периклинальных делений образуется 3-клеточный зачаток трихомы, состоящий из базальной клетки, клетки-ножки и материнской клетки головки. До этой стадии два типа трихом *P. ocymoides* практически неразличимы между собой. Позже материнская клетка головки подвергается серии антиклинальных делений, приводящих к образованию многоклеточной головки. В зависимости от формы и размера головки, а также числа составляющих ее клеток трихомы *P. ocymoides* относят либо к железистым чешуйкам — пельтатным железкам (табл. I, *1*, *2*), либо к железистым волоскам. Диаметр головки зрелой чешуйки 80 мкм, а число составляющих ее клеток варьирует от 8 до 13. Сразу после окончания делений головка чешуйки по форме напоминает вазочку или чашу. Позже, по мере накопления секрета, кутикула приподнимается над клетками, в результате чего образуется субкутикулярная полость.

Закладка трихом (как чешуек, так и волосков) начинается очень рано в онтогенезе листа — уже на самых молодых зачатках. В связи с асинхронностью их заложения часто можно видеть на протодерме близко друг к другу дифференцирующиеся и уже секретирующие трихомы. Довольно рано, при переходе к пластинчатому росту меристемы листа, новообразование трихом прекращается и в результате растяжения клеток эпидермы расстояние между соседними трихомами увеличивается. В связи с этим плотность распределения трихом на единицу площади бывает максимальной в зачаточных и очень молодых листьях.

Как железистые волоски, так и чешуйки встречаются на обеих сторонах листа *P. ocymoides*, однако чешуек на абаксиальной стороне значительно больше, чем на адаксиальной. На адаксиальной стороне листа чешуйки располагаются по ходу жилок, а на абаксиальной (где их большинство) — как на жилках, так и между ними (табл. I, *1—3*). В последнем случае на пластинке развитого листа насчитывается до трех чешуек на ареолу. Когда чешуйки располагаются между жилками, то от их базальных клеток клетки эпидермы всегда расходятся радиально (табл. I, *2*). При этом они могут находиться примерно на том же уровне, что и остальные клетки эпидермы, в то время как сами чешуйки возвышаются над поверхностью. Иногда радиальные клетки, располагаясь наклонно по отношению к поверхности, образуют как бы кратер, на дне которого оказывается чешуйка. На одной и той же пластинке листа можно одновременно видеть как заглубленные, так и незаглубленные чешуйки. Подобные картины были ранее описаны анатомами (Uphof, 1962), но физиологический смысл заглубления и подъема чешуек в литературе не обсуждался. На жилках листа чешуйки не бывают заглубленными.

Прижизненные наблюдения за железистыми трихомами с помощью лупы и светового микроскопа выявили, что головка чешуйки имеет под кутикулой маслянистое содержимое желтого цвета разной интенсивности. При поранении кутикулы и вытекании содержимого из субкутикулярной полости сама железка становится бесцветной. У чешуйки с неповрежденной кутикулой выделения секрета наружу не отмечалось. Объем же субкутикулярной полости чешуйки сильно изменяется, вследствие чего кутикула то куполообразно возвышается над клетками головки, то прилегает к ним (табл. I, *1*, *2*).

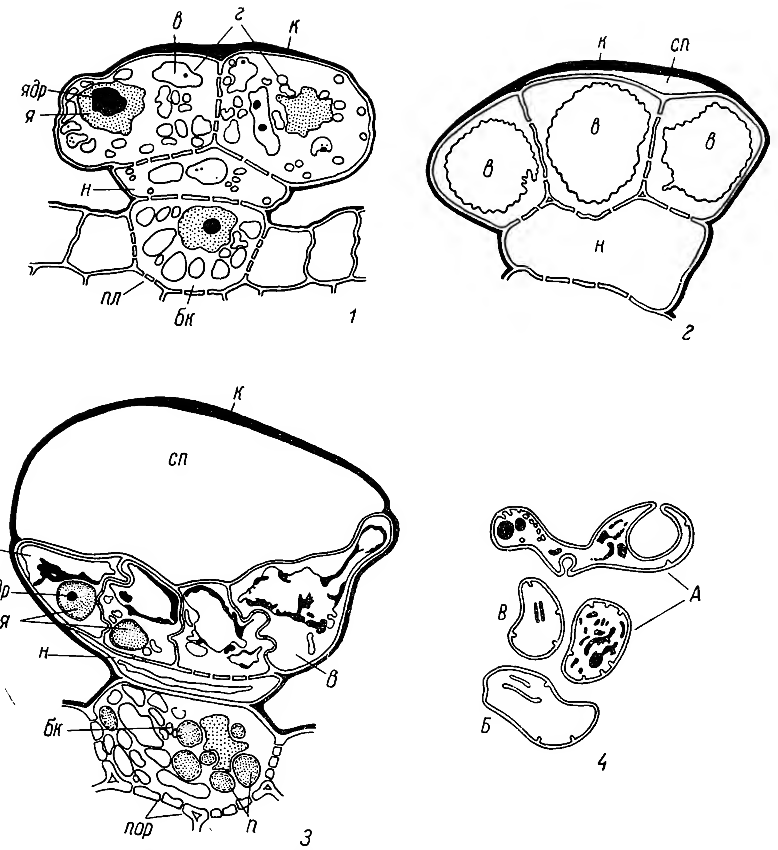
По нашим наблюдениям, чешуйки могут сохраняться в течение всей жизни растения и видны даже на только что опавших совершенно желтых листьях.

Данные электронной микроскопии

Ультраструктура клеток, из которых состоит чешуйка, меняется с возрастом. Можно выделить три фазы в ее развитии. Первая — эмбриональная фаза (см. рисунок, *1*), заканчивающаяся сразу после завершения клеточных делений, когда устанавливается окончательное число клеток головки; вторая — начало секреции (см. рисунок, *2*); третья — зрелое состояние железки (см. рисунок, *3*). Эти фазы выделяются более или менее условно, они имеют определенную продолжительность и на протяжении каждой из них можно наблюдать изменения в структуре цитоплазмы, связанные с возрастом и специализацией отдельных составных частей железки. Так, клетки головки, ножка и базальная клетка различаются между собой по ультраструктуре уже на первой фазе развития железки. Однако наиболее существенно изменяется ультраструктура клеток при переходе их из одной фазы развития в другую.

В эмбриональную фазу клетки головки (см. рисунок, *1*) имеют крупные ядра, занимающие центральное положение, с дисперсным хроматином и крупными ядрышками. Цитоплазма плотная, много свободных рибосом. Вакуоли мелкие, разбросаны по всему объему клетки, иногда содержат осмиофильные включения. Пластиды разных размеров и формы с развитым периферическим ретикулумом и с беспорядочно расположенными тилакоидами неправильной формы, заполненными осмиофильным содержанием (табл. II, *1*, *2*). Митохондрии — с узкими длинными кристами и светлыми зонами в матриксе.

Уже после завершения периклинальных делений в материнской клетке головки можно отметить некоторые черты специализации. В частности, отмечается появление обкладок из цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭР) вокруг вакуолей. В дальнейшем, особенно после завершения антиклинальных делений и еще до начала образования субкутикулярной полости, черты специализации клеток головки усиливаются. ЭР хорошо развит и представлен в двух формах — в виде агранулярных трубочек (табл. III, *1*) и гранулярных цистерн (табл. III, *2*), при этом гранулярный ЭР (ГЭР) преобладает. Заметное место среди цитоплазматических органелл занимает также аппарат Гольджи. Вдоль всей наружной поверхности железки просматривается кутикула, тол-



1 — схема продольного среза железистой чешуйки на эмбриональной фазе развития (до начала секреции), составленная на основе двух электронно-микроскопических фотографий, снятых при увеличении 5400 (лист 12-го яруса площадью 0.36 см², НО); *2* — схема продольного среза чешуйки в самом начале образования субкутикулярной полости, составленная на основе четырех электронно-микроскопических фотографий; сделанных при увеличении 6700 (зачаток листа, 8 КД); *3* — схема продольного среза железистой чешуйки с крупной субкутикулярной полостью, составленная на основе трех электронно-микроскопических фотографий, сделанных при увеличении 2700 (лист 9-го яруса площадью 22 см² с цветущего растения, получившего 30 КД); *4* — схема пластид головки железистой чешуйки на трех стадиях ее развития: эмбриональной, до секреции (*А*), в самом начале секреции (*Б*) и в зрелой чешуйке (*В*).

бк — базальная клетка, *н* — ножка, *г* — головка, *я* — ядро, *ядр* — ядрышко, *в* — вакуоль, *пл* — плазмодесмы, *к* — кутикула, *сп* — субкутикулярная полость, *п* — пластиды, *пор* — поры.

щина и структура которой меняются при переходе от головки к ножке, базальной клетке и к клеткам эпидермы. Апикальную часть клеток головки покрывает наиболее толстая кутикула с двумя хорошо выраженными слоями: наружным гомогенным и внутренним, пронизанным дендритами (табл. I, *4*). При переходе на эпидермальные клетки кутикула становится тонкой; кутикулярный слой с дендритами здесь выражен слабо. В то же время толщина собственно клеточной оболочки увеличивается в обратном направлении и наружная клеточная стенка эпидермальных клеток сильно утолщена по сравнению с наружной стенкой железистых клеток (табл. I, *4*), особенно массивные отложения клеточной оболочки наблюдаются в углах, образуемых клетками чешуйки в местах их стыковки.

Следующая фаза развития чешуйки может отсчитываться с начала формирования субкутикулярной полости (см. рисунок, *2*), сопровождающегося существенным изменением ультраструктуры цитоплазмы. К началу этой фазы значительно прогрессирует вакуолизация. Мелкие многочисленные вакуоли сливаются, образуя одну крупную вакуоль, заполненную плотным содержимым и занимающую центральную часть клетки. В то же время отмечается исчезновение осмиофильных включений из пластид. В пластидах выявляются одиночные тилакоиды с электронно-прозрачными локулами (табл. II, *3*). Субкутикулярная полость формируется за счет расщепления наружной клеточной стенки, внешний слой которой отходит вместе с кутикулой, а внутренний сохраняется на поверхности клетки.

В молодой железке на стадии активной секреции содержимое субкутикулярной полости светлое, хлопьевидное, с включениями в виде плотных округлых капель (табл. I, *5*). Характерную черту структуры цитоплазмы клеток головки составляет интенсивное развитие АЭР (табл. I, *5*), сопровождаемое уменьшением числа цистерн ГЭР и диктиосом. В трубочках АЭР накапливаются плотные включения (табл. III, *3*).

Одновременно с перестройкой ультраструктуры клеток головки происходят существенные изменения в других клетках, составляющих чешуйку. В частности, бросается в глаза интенсивное развитие АЭР («кружевной ретикулум») в ножке.

Зрелая чешуйка обладает крупной куполообразной субкутикулярной полостью (см. рисунок, *3*), за счет развития которой клетки сплющиваются в радиальном направлении. Антиклинальные стенки, разделяющие клетки головки, становятся извилистыми. В железистых клетках большой объем принадлежит центральным вакуолям, в которых вдоль тонопласта откладывается осмиофильное вещество. Цитоплазма, занимающая по сравнению с вакуолью небольшой объем, очень плотная, располагается постенно. Мембранные компоненты клеток, среди которых преобладает АЭР, отличаются слабым контрастом, однако они сохраняются в железках так же, как и ядра с ядрышками, например у листьев площадью 22 см^2 (см. рисунок, *3*).

Сходными чертами ультраструктуры на поздних стадиях развития характеризуется и клетка-ножка. В зрелой железке ножка практически не отличается по ультраструктуре от клеток головки и сохраняет цитоплазму до отмирания листа.

Несколько отличается от других клеток чешуйки базальная клетка (см. рисунок, *3*). В ней сохраняется большое число мелких вакуолей, лопастное ядро окружено пластидами с предтилакоидными телами, характерными также и для других клеток эпидермы (табл. II, *4*). В цитоплазме видны трубочки АЭР, при этом контрастность мембран значительно выше, чем в других клетках железки. Базальной клетке свойственно также наличие утолщений типа протуберанцев у клеточных стенок, граничащих с мезофиллом и кратерными клетками. В порах этих клеточных стенок проходят плазмодесмы (см. рисунок, *3*), которые соединяют также и все другие клетки железки.

Поскольку все 3 фазы развития чешуйки найдены и на НО, и на КД, мы дали общее описание их, не акцентируя внимания на некоторых отличиях, вызываемых фотопериодом. Следует, однако, отметить, что на НО в эмбриональную фазу, до интенсивного развития АЭР, пластиды головки и ножки чешуйки переполнены осмиофильным содержимым и строма их выглядит очень плотной (табл. II, *1*, *2*). Как переход чешуек к фазе секреции на этом же фотопериоде, так и КД способствуют развитию АЭР и исчезновению осмиофильного содержимого из пластид (табл. II, *3*; см. рисунок, *4*), причем после 8 КД одновременно с утратой осмиофилии пластидами отмечается появление центральных вакуолей во всех клетках головки чешуйки (см. рисунок, *2*).

Что касается АЭР, то он является преобладающей органеллой чешуек и на НО, и на КД, начиная от перехода их к секреции и до отмирания, причем на КД в отличие от НО в трубочках АЭР накапливаются электронно-плотные включения (табл. III, *3*).

Обсуждение

Железистая чешуйка *Perilla ocymoides* очень сходна по морфологии и ультраструктуре с аналогичными образованиями мяты (Amelunxen, 1965), сальвии (Schnepf, 1972; Venkatachalam et al., 1984), душицы (Bosabalidis, Tsekos, 1982a, b), чабреца (Bruni, Modenesi, 1983), монарды (Heinrich, 1973; Heinrich et al., 1983) и некоторых других представителей губоцветных. Однако при электронно-микроскопическом изучении нам удалось отметить и некоторые черты структуры, углубляющие сложившуюся структурно-функциональную характеристику железистой чешуйки как специализированного секреторного образования. К ним относится в первую очередь интенсивное развитие АЭР, отмеченное также E. Schnepf (1972) для сальвии и G. Heinrich (1973) для монарды. У *P. ocymoides* АЭР является преобладающей органеллой чешуйки как на НО, так и на КД, начиная от перехода ее к секреции и практически до отмирания. Все это может, по-видимому, быть связано с секрецией эфирных масел, считающейся до сих пор главной функцией железистых трихом. Действительно, установлено, что железистые чешуйки губоцветных секретируют эфирные масла (Amelunxen et al., 1969; Schnepf, 1972; Heinrich et al., 1983; Venkatachalam et al., 1984).

P. ocymoides в этом отношении не является исключением. По данным А. Л. Шаварды (не опубликованы), основным компонентом эфирного масла *P. ocymoides* является фураноидный монотерпеновый кетон, причем хроматограмма экстракта, полученного из изолированных чешуек, в основном сходна с хроматограммой экстракта, полученного из целых растений. Это дает основание рассматривать чешуйку *P. ocymoides* как специализированное терпеноидогенное образование. Терпеноидогенную активность клеток связывают в настоящее время с разными внутриклеточными компартментами: АЭР, гиалоплазмой, пластидами и митохондриями (см. обзоры Schnepf, 1974; Васильев, 1977), и, судя по нашим данным, не исключено, что все они (или почти все) могут быть вовлечены в синтез терпеноидов в железистой чешуйке *P. ocymoides*. Однако, по мнению А. Е. Васильева (1977), наиболее характерным ультраструктурным показателем терпеноидогенной активности является интенсивное развитие АЭР, и именно эта особенность отличает клетки железистой чешуйки *P. ocymoides*.

Как известно, терпеноиды представляют собой соединения, состоящие из изопреновых единиц и образующиеся из мевалоновой кислоты. К ним относятся основные компоненты эфирных масел: моно- и сесквитерпеноиды, имеющие важное значение для защиты растений (Levin, 1973; Харборн, 1985), а также биологически активные соединения: абсцизовая кислота (сесквитерпеноид), стероиды (тритерпеноиды) и гиббереллины (дитерпеноиды) — стероидные гормоны флуоренового ряда (Кефели, 1974), стероидоподобные соединения (Cherry, 1977).

Что касается участия веществ этой группы в индукции цветения, то следует вспомнить гипотезу S. Hendricks (1960) о стероидной природе стимула цветения, которая позднее была подтверждена в блестящих опытах с наложением ингибиторов синтеза стероидов на листья короткодневных (Bonner et al., 1963) и длиннодневных (Evans, 1964) растений.

Как известно, к стероидным гормонам растений относят, в частности, и эстрогены (Heftmann, 1968, 1975). По данным J. Kopcewicz (1972), из цветущих растений *P. ocymoides* были выделены два вещества, сходные по флуоресценции с известными эстрогенами. Поскольку у периллы отчлененные листья, без почек и корней, можно индуцировать (Lona, 1959; Мошков, 1961; Zeevaart, 1969), не вызывает сомнения, что они должны быть способны к синтезу эстрогенов.

О приуроченности синтеза стероидных или стероидоподобных гормонов к тканевым и клеточным компонентам листа практически ничего не известно. Исходным для поисковых работ в этом направлении следует признать предположение Васильева (1977) о том, что центрами синтеза стероидов у растений могут быть различные железистые терпеноидогенные структуры, клетки которых богаты АЭР — органеллой, осуществляющей биогенез стероидов у животных (Morré, Mollenhauer, 1974). Васильев считает, что синтез стероидных гормонов является одной из основных функций железистых клеток, а выводимые наружу терпеноиды образуются при этом как побочные продукты синтеза стероидов.

Это предположение основано на сходстве ультраструктуры клеток животных, секретирующих стероиды, и растительных клеток, производящих терпеноиды. Общность химической природы стероидов животных и растений (Heftmann, 1968, 1975; Kopcewicz, 1972) позволяет считать, что их биогенез приурочен к одним и тем же органеллам, главным образом к АЭР. В листе *P. ocymoides*, по нашим данным, нет других клеток с развитой системой АЭР, кроме клеток железистой чешуйки. Именно железистую чешуйку (и только железистую чешуйку) и можно, следовательно, рассматривать как вероятное место синтеза стероидных гормонов.

Представленные в нашей работе свидетельства функционирования железистых чешуек на достаточно крупных листьях периллы масличной, с которыми обычно экспериментируют физиологи, подтверждают такую вероятность.

Однако стероидные гормоны образуются, как известно, только после индукции (Bonner et al., 1963; Kopcewicz, 1972; Бернье и др., 1985). Следовательно, АЭР в чешуйках периллы масличной при НО должен делать что-то другое. Что же? По данным Шаварды (не опубликованы), выход эфирного масла из цветущих растений периллы (с КД) примерно в 6 раз ниже, чем из вегетирующих (с НО). Налицо видимый антагонизм между стероидами (эстрогенами) и эфирными маслами в листьях *P. ocymoides*. Значит, свет действует на накопление этих двух групп изопреноидных соединений, имеющих общую основу для своего образования — мевалоновую кислоту, — в противоположных направлениях. На КД процессы идут преимущественно в сторону образования эстрогенов, на НО — в сторону образования компонентов эфирного масла.

Другое биологически активное изопреноидное вещество — гиббереллин — в фотопериодической регуляции цветения рассматривают либо как предшественник стимула цветения (Zeevaart, Lang, 1962; Lang, 1965), либо как один из его компонентов (Чайлахян, 1958).

Установлено, что на свету в листьях растений всех фотопериодических групп (и у периллы в частности) содержание гиббереллинов возрастает пропорционально времени освещения, а в темноте — падает (Чайлахян, Ложникова, 1964; Муромцев, Агнистикова, 1973).

Что касается внутриклеточной компартментации, то биогенез из мевалоната большей частью, если не целиком, приурочен к пластидам и пропластидам; могут ли и другие клеточные органеллы синтезировать гиббереллины, остается пока неясным. Пластиды же (этиопласты) способны поглощать мевалоновую кислоту из цитоплазмы, и в них могут проходить по крайней мере некоторые, а может быть, и все стадии биогенеза гиббереллинов. Места локализации энзимов синтеза гиббереллинов и их трансформации неизвестны, а синтез самих гиббереллинов происходит в оболочке пластид, причем и сам синтез гиббереллинов, и их выделение из пластид каким-то образом регулируются фитохромом (Полевой, 1982; Уоринг, Филлипс, 1984; Luckner, 1984).

Пластиды железистой чешуйки *P. ocymoides*— лейкопласты с сильно развитым периферическим ретикулумом и одиночными ламеллами. На НО, когда должен идти постоянный синтез гиббереллинов, пластиды в клетках головки и ножки чешуйки, особенно на эмбриональной фазе ее развития, переполнены осмиофильным содержимым, а строма их выглядит очень плотной. На коротком 8-часовом дне, когда продолжительность синтеза гиббереллинов должна быть ограничена только светлым временем суток и, следовательно, втрое меньше, чем на НО, осмиофильное содержимое пластид выражено гораздо слабее: оно либо исчезает совсем, либо видно только внутри локул одиночных тилакоидов.

Таким образом, судя по изменениям, наблюдающимся в структуре пластид чешуйки *P. ocymoides* на НО и КД, не исключено, что осмиофильное содержимое пластид имеет отношение к синтезу гиббереллинов, хотя до сих пор в электронно-микроскопических работах, посвященных пластидам железистых трихом, его обычно связывают с синтезом масла (см. Schnepf, 1974; Васильев, 1977). Стоит отметить также, что между осмиофилией пластид чешуйки и развитием в ней АЭР, с чем бы последнее ни было связано — синтезом масла на НО или и стероидов, и масла на КД, существует обратная зависимость. Этого и следовало ожидать, поскольку и гиббереллины, синтезируемые в пластидах, и масла и стероиды, синтезируемые в АЭР, должны возникать из одного общего начала — мевалоновой кислоты.

Все это дает основания рассматривать железистую чешуйку периллы масличной как вероятное место синтеза одновременно и гиббереллинов, и стероидных гормонов, т. е. как единый метаболический центр биосинтезов изопреноидных производных мевалоновой кислоты.

Если сделать попытку построить предполагаемую схему синтеза стероидов и стероидоподобных веществ в железистой чешуйке и их транспорта в места потребления, то в эту схему необходимо включить и базальную клетку, несомненно вовлекаемую в какие-то этапы биогенеза этих веществ и осуществляющую их передачу из клеток чешуйки в соседние эпидермальные клетки или мезофилл (см. рисунок, *3*) и далее — в находящиеся в близком соседстве окончания мелких жилок (табл. I, *3*). Наличие плазмодесменных связей между всеми клетками чешуйки и формирование утолщений (протуберанцев) клеточных оболочек только на границе базальной клетки с мезофиллом и с эпидермальными клетками может свидетельствовать, пожалуй, что секреторные продукты передвигаются от клетки к клетке по плазмодесмам, а исходные вещества для их биогенеза могут поступать из соседних клеток в базальную клетку и по клеточным оболочкам.

Таким образом, применение электронно-микроскопического метода исследования к решению фундаментального вопроса физиологии цветения на хорошо изученном физиологами объекте дает нам основания предполагать, что функция элиминации железистой чешуйкой *P. ocymoides* эфирных масел является не единственной и даже не самой главной для нее. Выработка стимула цветения (стероидного гормона) и его возможного предшественника (гиббереллина) может оказаться ведущей функцией этого образования. В связи с этим мы присоединяемся к мнению Васильева (1977), впервые высказавшего предположение, что наружные трихомы растений, способные синтезировать физиологически активные вещества, можно по аналогии с эндокринными железами животных рассматривать как железы внутренней секреции. Все это означает, что железистая чешуйка периллы масличной вовлечена в конечный этап листовой фазы фотопериодизма в качестве эндокринной железы, ответственной за выработку стимула цветения.

Авторы благодарят Б. С. Мошкова за постоянный интерес к данной работе, являющейся непосредственным продолжением начатых им исследований фотопериодической реакции периллы. За полезные дискуссии при выполнении работы авторы благодарят также А. Е. Васильева.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М.: Наука, 1973. 295 с. — *Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р.* Физиология цветения. Т. 2. Переход к репродуктивному развитию. М.: Агропромиздат, 1985. 317 с. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Кефели В. И.* Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 254 с. — *Мошков Б. С.* Фотопериодизм растений. Л.; М.: Сельхозгиз, 1961. 318 с. — *Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н.* Гормоны растений гиббереллины. М.: Наука, 1973. 270 с. — *Полевой В. В.* Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 249 с. — *Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с. — *Харборн Дж.* Введение в экологическую биохимию. М.: Мир, 1985. 312 с. — *Чайлахян М. Х.* Гормональные факторы цветения растений. — Физиол. раст. 1958, т. 5, вып. 6, с. 541—560. — *Чайлахян М. Х., Ложникова В. Н.* Фотопериодизм и динамика гиббереллинов в растениях. — Физиол. раст., 1964, т. 11, вып. 6, с. 1006—1014. — *Amelunxen F.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Drüsenschuppen von *Mentha piperita*. — Planta Medica, 1965, Bd 13, Hf 4, S. 457—473. — *Amelunxen F., Wahlig T., Arbeiter H.* Über den Nachweis des ätherischen Öls in isolierten Drüsenhaaren und Drüsenschuppen von *Mentha piperita* L. — Planta Medica, 1969, Bd 61, Hf 1, S. 68—72. — *Bailey L. H.* Manual of cultivated plants. N. Y.: Macm. Company, 1951. 1116 p. — *Bonner J., Heftmann E., Zeevaart J. A. D.* Supression of floral induction by inhibitors of steroid biosynthesis. — Plant Physiol., 1963, vol. 38, N 1, p. 81—88. — *Bosabalidis A., Tsekos I.* Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. — Planta, 1982a, vol. 156, N 6, p. 496—504. — *Bosabalidis A., Tsekos I.* Ultrastructure of the essential oil secretion in glandular scales of *Origanum dictamnus* L. leaves. — In: Aromatic plants: basic and applied aspects / N. Margaris, A. Koedam, D. Vokou. Hague, etc: Martinus Nijholf Publ., 1982b, vol. 7, p. 3—12. — *Bruni A., Modenesi P.* Development oil storage and dehiscence of peltate trichomes in *Thymus vulgaris* (*Lamiaceae*). — Nordic J. Bot., 1983, vol. 3, N 2, p. 245—251. — *Cherry J. H.* Hormone action. — In: The molecular biology of plant cells / H. Smith. Oxford; London: Blackwell Sci. Publ., 1977, vol. 14, p. 329—364. — *Evans L. T.* Inflorescense initiation in *Lolium temulentum* L. 6. Effects of some inhibitors of nucleic acid, protein and steroid biosynthesis. — Austral. J. Biol. Sci., 1964, vol. 17, N 1, p. 24—35. —

Evans L. T. The nature of flower induction. (Some definitions). — In: The induction of flowering. Some case histories / L. T. Evans, Ithaca. N. Y.: Cornell Univ. Press, 1969, p. 457—480. — *Haberlandt G.* Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: W. Engelmann, 1924, 671 S. — *Heftmann E.* Biosynthesis of plant steroids. — Lloydia, 1968, vol. 31, N 4, p. 293—317. — *Heftmann E.* Functions of steroids in plants. — Phytochemistry, 1975, vol. 14, N 4, p. 891—901. — *Heinrich G.* Entwicklung, Feinbau und Ölgehalt der Drüsenschuppen von *Monarda fistulosa*. — Planta Medica, 1973, Bd 23, Hf 2, S. 154—166. — *Heinrich G., Schultze W., Pfab I., Böttger M.* The site of essential oil biosynthesis in *Poncirus trifoliata* and *Monarda fistulosa*. — Physiol. Végét., 1983, vol. 21, N 2, p. 257—268. — *Hendricks S. B.* The photoreactions controlling photoperiodism and related responses. — In: Comparative biochemistry of photoreactive systems / M. B. Al'en. N. Y.; London: Acad. Press, 1960, ch. 19, p. 303—321. — *Kopcewicz J.* Estrogens in the short-day plants *Perilla ocymoides* and *Chenopodium rubrum* grown under inductive and noninductive light conditions. — Z. Pflanzenphysiol., 1972, Bd 67, Hf 4, S. 373—376. — *Lang A.* Physiology of flower initiation. — In: Encyclopedia of plant physiology / W. Ruhland. Berlin etc: Springer, 1965, vol. 15, pt 1, p. 1381—1536. — *Levin D. A.* The role of trichomes in plant defense. — Quart. Rev. Biol., 1973, vol. 48, N 1, pt 1, p. 3—15. — *Lona F.* Results of twelve years of work on the photoperiodic responses of *Perilla ocymoides*. — Proc. Amsterdam, 1959, sér. C, vol. 62, N 3, p. 204—210. — *Luckner M.* Secondary metabolism in microorganisms, plants and animals. Jena: Fischer, 1984. 576 p. — *Morré D. J., Mollenhauer H. H.* The endomembrane concept: a functional integration of ER and Golgi apparatus. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure / A. W. Robards. London; N. Y.: McGraw-Hill, 1974, p. 84—137. — *Schnepf E.* Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus, Ledum, Salvia*. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1972, Bd 163, N 2, S. 113—125. — *Schnepf E.* Gland cells. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure / A. W. Robards. London; N. Y.: McGraw-Hill, 1974, p. 331—357. — *Venkatachalam K. V., Kjonaas R., Croteau R.* Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinales*). — Plant Physiol., 1984, vol. 76, N 1, p. 148—150. — *Uphof J. C. Th.* Plant hairs. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie / K. Linsbauer, G. Tischler, A. Puscher. Berlin; Nikolassee: Gebrüder Borntraeger, 1962, Bd 4, t. 5, S. 1—206. — *Zeevaart J. A. D. Perilla.* — In: The induction of flowering / L. T. Evans. Ithaca. N. Y.: Cornell Univ. Press, 1969, p. 116—155. — *Zeevaart J. A. D., Lang A.* The relationship between gibberellin and floral stimulus in *Bryophyllum daigremontianum*. — Planta, 1962, Bd 58, Hf 5, S. 531—542.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Агрофизический научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 28 IV 1986.

SUMMARY

Glandular scales of leaf primordia and of leaves of different nodes (0.36—94 cm^2) of *Perilla ocymoides* vegetating and blossoming plants have been studied. AER becomes predominant organelle in a scale just after its embryonic stage until dyeing off. Leucoplasts in scale cells at embryonic stage are filled with osmiophillic contents. This phenomenon is particularly expressed in vegetating plants. The intense development of AER correlates with the loss of osmiophillic contents by plastids. The ultrastructure of *Perilla* glandular scale is appropriate for secretion of terpenes, i. e. chief components of essential oil. It may also characterize the scale as a structure responsible for production of the flowering stimulus (steroid hormone) as well as of its possible precursors (gibberellins).

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 4

УДК 581.8 (581.47+581.48) : 582.572.2

Г. Г. Оганезова

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЛОДОВ И СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *ASPHODELOIDEAE* (*LILIACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ

G. G. OGANEZOVA. CHARACTERISTICS OF SEED AND FRUIT ANATOMICAL STRUCTURE IN SOME REPRESENTATIVES OF SUBFAMILY *ASPHODELOIDEAE* (*LILIACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

Сравнительно-анатомическое изучение плодов и семян представителей *Asphodeloideae* подтвердило объем этого подсемейства (или семейства) в составе триб *Asphodeleae* (включая *Anthericeae*) и *Aloineae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888). Данные по структуре семенной кожуры не противоречат переводу родов *Bowiea* и *Cholorogalum* в состав *Scilloideae* (или *Hyacinthaceae*). Остальные роды из *Asphodeloideae* s. Engl. признаны аберрантными для этой группы растений. Отмечена близость между подсемействами *Asphodeloideae*, *Allioideae*, *Scilloideae*.

При изучении структуры плода и семенной кожуры в подсем. *Asphodeloideae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888) мы столкнулись с чрезвычайной гетерогенностью подсемейства по этим структурам, что послужило причиной уточнения объема асфоделовых с привлечением современных систем лилейных (Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Dahlgren, Clifford, 1982).

История изучения подсем. *Asphodeloideae* s. l. сводится главным образом к сокращению его объема и уточнению родственных связей с остальными лилейными. По A. Engler (Engler, Prantl, 1888), в подсем. *Asphodeloideae* входило более 60 родов, принадлежащих 8 трибам. H. Huber (1969) на основании особенностей спермодермы сокращает объем собственно асфоделовых — сем. *Asphodelaceae* до трех триб (*Bulbineae*, *Aloineae* и *Asphodeleae*), выделяя отдельные семейства *Anthericaceae*, *Aphyllanthaceae*, *Ixioliriaceae*, близкие к асфоделовым. Роды *Dianella*, *Stypandra* и некоторые другие выделяются им в сем. *Dianellaceae* из группы родства сем. *Asteliaceae*. Род *Odontostomum* переводится в сем. *Tecophyllaceae*, близкое к ирисовым, а род *Hemerocallis* в качестве отдельного семейства — в родство амариллисовых. К тому же родству в составе сем. *Hyacinthaceae* относятся роды *Chlorogalum* и *Bowieae*. Род *Phormium* выделяется в отдельное монотипное семейство. Вопрос о родстве рода *Hosta* остается нерешенным. Таким образом, по Huber, *Asphodeloideae* s. Engleri оказывается расчлененным на ряд отдельных достаточно удаленных друг от друга таксонов.

А. Л. Тахтаджян в 1966 г. принимал асфоделовые в объеме, близком к энглеровской интерпретации, в последнем же варианте системы цветковых (Takhtajan, 1980) объем асфоделовых сокращен и в некоторой степени приближается к объему асфоделовых в понимании Huber (1969). В составе сем. *Asphodelaceae* остаются только подсем. *Asphodeloideae*, *Aloineae*, *Kniphofieae* и *Anthericoideae*. Роды *Dianella*, *Stypandra* и *Phormium* и некоторые другие объединяются в сем. *Phormiaceae*, род *Hosta* включается в состав сем. *Agavaceae*, систематическое положение родов *Hemerocallis* и *Odontostomum* интерпретируется так же, как у Huber (1969). Роды *Chlorogalum* и *Bowiea* входят в состав сем. *Liliaceae* s. str.

В системе однодольных R. Dahlgren и H. Clifford (1982) прослеживается та же тенденция к сокращению объема асфоделовых, но в отличие от Тахтаджяна авторы этой системы включают в *Asphodelaceae* и сем. *Asteliaceae*, род *Ixiolirion*, отмечая, что последний, как и род *Simethis*, кажутся аберрантными или переходными в этой группе. Систематическое положение остальных критических родов решается приблизительно так же, как у Huber и Takhtajan.

В нашем распоряжении был материал по трибам *Asphodeleae* (включая родство рода *Anthericum*), *Hemerocallideae*, *Aloineae*, *Aphyllantheae*. По семенной кожуре достаточно гомогенными были представители двух триб — *Asphodeleae* и *Aloineae*, что приближается к толкованию асфоделовых Тахтаджяном (Takhtajan, 1980). Их мы и обсуждаем в настоящей статье.

Изучены роды *Asphodelus*, *Asphodeline*, *Eremurus*, *Simethis*, *Paradisea*, *Echeandia*, *Chlorophytum*, *Caesia*, *Arthropodium*, *Anthericum*, *Amenarrhena*, *Kniphofia*, *Haworthia*, *Gasteria*, *Bulbinella*, *Bulbine*, *Aloë*, *Bowiea*, *Chlorogalum*. Материал по некоторым видам родов *Eremurus*, *Asphodeline*, *Haworthia*, *Gasteria*, *Chlorophytum*, *Aloë* рассматривался в развитии, у остальных родов изучены только зрелые плоды и семена, присланные по «Индексам семян».

Существует много исследований по семенной кожуре и эмбриологии асфоделовых. К одним из первых опытов изучения семенной кожуры относятся работы H. Lonay (1907) и F. Netolitzky (1926), в которых, в частности, обсуждаются настоящий ариллус асфоделовых, процессы сжатия внутреннего интегумента в зрелых семенах и некоторые другие особенности онтогенеза семени у растений этой группы. В обзорной работе П. Магешвари (1954) отмечено, что, согласно K. Schnarf и R. Wunderlich (1939) и Schnarf (1944), по типу семязачатка, ариллуса и зародышевого мешка, а также другим эмбриологическим признакам есть ряд различий между представителями подтриб *Asphodelinae* и *Anthericinae* трибы *Asphodeleae* (Krause, 1930), с одной стороны, и значительное сходство между представителями триб *Asphodeleae* и *Aloineae* — с другой. Общие сведения о типе семязачатков, эмбриогенезе, о явлении адвентивной полиэмбрионии для некоторых асфоделовых приводятся в сводке G. Davis (1966). Тип семяпочки *Asphodeloideae* s. l. является предметом многих исследований (Strasburger, 1879; Stenar, 1928a, b; Joschi, 1937; Eunus, 1952; Савченко, Комар, 1965; Комар, 1982, 1983). В работах Г. А. Комар анализируются все современные данные по этому вопросу, в результате чего автор пришла к выводу, что для *Asphodeloideae* sensu Melchior (1964) характерно разнообразие типов семяпочки — атропная или гемитропная, крассинуцеллятная с плацентарным обтуратором и настоящим ариллусом (трибы *Asphodeleae*, *Aloineae*) и анатропная, крассинуцеллятная, с выростом в области халазы (*Hosta*) или обтуратором (триба *Hemerocalleae*). E. Daumann (1970) и Комар (1982) отмечают наличие септальных нектарников у асфоделовых. Согласно Schnarf (1928) и Wunderlich (1959), для этой группы характерно наличие кроющих клеток нуцеллуса и гелобиальный эндосперм. В новейшей сводке «Сравнительная анатомия семян» (1985) проанализированы практически все существующие сведения о структуре семени и, в частности, дана общая характеристика морфологии и анатомии семян этой группы растений.

Результаты исследований

Род *Asphodeline* Reichenb. Состоит из 12 или 20 (Melchior, 1964) видов, распространенных в Средиземноморье.[1] Изучали *A. taurica* (Pall. ex Bieb.) Kunth.— АрмССР, ущелье близ Джаджурского перевала; Бот. сад АН АрмССР, Ереван; *A. lutea* (L.) Reichenb. — Абхазия, Рицинское шоссе, LE; Грузия, окр. Боржоми, LE; *A. tenuior* (Bieb.) Ledeb. — Кисловодск, на р. Подкумок, LE; *A. liburnica* Reichenb. — УССР, Ялта; Венгрия, Гёделле. Всего 8 образцов.[2]

---

[1] Здесь и далее сведения о числе видов рода и его географическом распространении, кроме особо оговоренных, приводятся по J. C. Willis (1966).

[2] Под образцом мы понимаем совокупность (5—7) плодов или семян, собранных в одном месте, взятых с одного гербарного листа или присланных по одному номеру «Индекса семян». В тексте приводятся названия стран и городов, откуда присланы «Индексы»; некоторые из них в разные годы дублировались.

Семена черные, довольно крупные, у различных видов размеры немного варьируют (5—9 мм дл., 2—5 мм шир.), неправильно-трехгранные, с бесцветным пленчатым ариллусом, покрывающим всю поверхность семени. Плод — 3-гнездная коробочка, вскрывается по центральному шву и гнездам завязи. В перегородках завязи развиты септальные нектарники. Проводящие пучки концентрируются в центральной части плода и по одному по средней жилке каждого плодолистика. Стенка завязи составлена небольшими квадратными на поперечном срезе клетками наружной эпидермы более чем из 20 слоев мелкоклеточной основной паренхимы, среди которой изредка встречаются идиобласты с рафидами. Выстилающая эпидерма из радиально вытянутых клеток с утолщенной внутренней клеточной стенкой. В процессе созревания формируются латеральные проводящие пучки в стенке завязи, клетки наружной эпидермы немного тангентально вытягиваются, основная паренхима заметно растягивается, увеличивается утолщение внутренней клеточной стенки выстилающей эпидермы. В полностью зрелом плоде прогрессируют процессы отмирания клеток, ссыхания клеточных оболочек.

Семязачаток (рис. 1, *А*) полностью покрыт 3-слойным ариллусом (Pijl, 1957, 1969; Комар, 1965), который развивается от фуникулуса несколько позже, чем интегументы. В процессе развития число его слоев увеличивается до четырех, ткань дифференцируется на радиально вытянутые клетки наружной эпидермы, тангентально вытянутые клетки основной паренхимы и изодиаметрические мелкие клетки внутренней эпидермы. В зрелых семенах клетки ариллуса отмирают, теряя содержимое. В клетках наружной эпидермы ариллуса, расположенных по ребрам семени, дугообразно утолщается наружная стенка.

Семязачаток 2-покровный, гемитропный, крассинуцеллятный. Наружный интегумент первоначально составлен тремя слоями клеток, внутренний — 2-слойный. В процессе созревания семени клетки наружной эпидермы наружного интегумента (экзотеста; Corner, 1976) вытягиваются в радиальном направлении, формируется утолщение его наружной стенки. Основная паренхима (мезотеста) представлена 4—5 слоями разросшихся клеток. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента (эндотеста) сохраняют изодиаметрическую структуру. Клетки второго (иногда третьего) слоя внутреннего интегумента (тегмена) значительно разрастаются (рис. 1, *Б*).

Особенностью зрелого семени асфоделин и остальных асфоделовых является наличие меланинов, которые обычно концентрируются в экзотесте. Меланинами вначале пропитываются утолщения клеточных стенок, несколько позже и клеточная полость. При этом особенности структуры клеток маскируются и без обработки (Оганезова, 1985) практически не различаются. Клетки мезотесты несколько сжимаются. Полностью сминаются и становятся неразличимыми тегмен и нуцеллус (рис. 1, *В*). Эндосперм многослойный, составлен клетками с незначительным утолщением клеточных стенок.

Род *Asphodelus* L. Представлен 12 видами, распространенными от Средиземноморья до Гималаев. Изучены плоды и семена у *A. albus* Mill. — Франция, Лимож; Венгрия, Гёделле; *A. ramosus* L. — Испания, Барселона; Франция, Париж; *A. davatus* Roxb. — Иран, между Авишаром и Ширазом, ERE; *A. fistulosus* L. — Испания, Барселона; *A. aphacrocarpus* G. Gord. — Франция, Париж. 7 образцов. Морфологическая структура зрелых плодов и семян асфоделей чрезвычайно сходна с таковой у асфоделин. Судя по литературе (Maheshwari, Singh, 1930), это сходство прослеживается на всех этапах развития. Следует только отметить некоторые различия в структурах тканей асфоделей и асфоделин. Наружная эпидерма ариллуса составлена клетками с дугообразно утолщенной наружной стенкой, в основной паренхиме встречаются идиобласты с рафидами, внутренняя эпидерма составлена радиально вытянутыми клетками. Но есть виды (*A. aphacrocarpus*) с менее дифференцированной тканью ариллуса, как у видов *Asphodeline*.

Род *Eremurus* Bieb. Число видов, приводимых разными авторами, варьирует от 23 (Прозина, 1937) до 30 (Melchior, 1964) — 50 (Введенский, 1963; Willis, 1966), что, вероятно, связано как с описанием новых видов (Wendelbo, 1961, 1966; Харкевич, 1966), так и с разным пониманием объема рода, а именно включением родов *Henningia* и *Ammolirion* в синонимы *Eremurus*. Есть некоторая

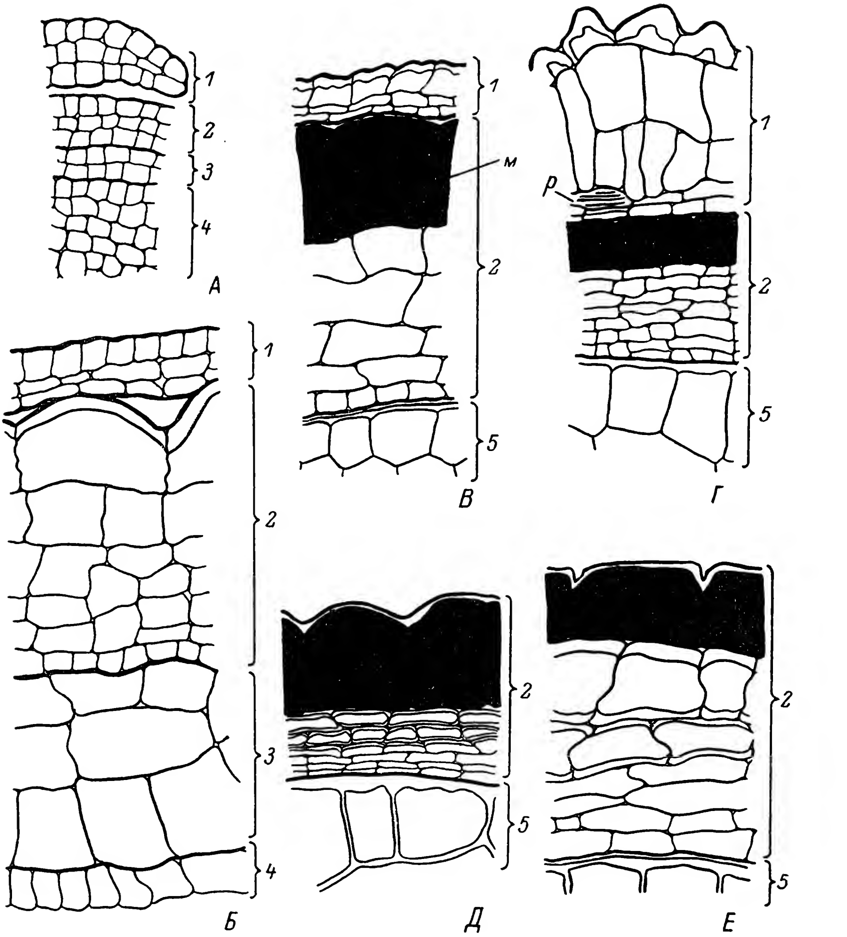


Рис. 1. Строение семязачатка (*А*), дозревающей (*Б*) и зрелой (*В—Е*) спермодермы некоторых представителей *Asphodeloideae* (×280).

А—В — *Asphodeline taurica*, *Г* — *Eremurus brachystemon*, *Д* — *Paradisea liliastrum*, *Е* — *Anthericum liliago* (обработано жавелевой водой).
1 — ариллус, *2* — теста, *3* — тегмен, *4* — нуцеллус, *5* — эндосперм, *р* — рафиды, *м* — меланины.

неясность в границах ареала рода. J. Willis (1966) ограничивает ареал горами Западной и Центральной Азии; А. И. Введенский (1963) считает западной границей распространения Кавказ, Крым, восточной — Алтай, Монголию, Гималаи и Китай; С. С. Иконников (1979) и D. Webb (1980) приводят *E. spectabilis* Bieb. для юга Украины. Центром видового разнообразия считается Памиро-Алай (Прозина, 1937).

Изучены плоды и семена у *E. spectabilis* Bieb. — АрмССР, Мегринский р-н, Бугакар; Бот. сад АН АрмССР, Ереван; *E. turkestanicus* Regel — Румыния, Клуж; *E. fuscus* Vved. — Норвегия, Осло; *E.* (*Ammolirion*) *inderiensis* (Stev.) Regel — КазССР, Алма-Ата; *E. himalaicus* Baker — Берлин, Далем; *E.* (*Henningia*) *anisoptera* (Kar. et Kir.) Regel — Джунгария, ERE; *E.* (*H.*) *olgae* Regel — Берлин, Далем; *E. brachystemon* Vved. — Бот. сад АН АрмССР, Ереван; *Eremurus* sp. — Бот. сад АН АрмССР, Ереван. 10 образцов.

Структура развивающегося и зрелого плода эремурусов во многом сходна с таковой у асфоделин, но есть некоторые различия в их анатомии. Наружная эпидерма стенки зрелого плода у видов рода *Eremurus* представлена радиально вытянутыми клетками с утолщением наружной стенки, покрытой развитой кутикулой. Основная ткань крупноклеточная. Выстилающая эпидерма из небольших изодиаметрических клеток с утолщением внутренней стенки, у некоторых видов и с радиальными стенками, покрыта развитой кутикулой. Многочисленные проводящие пучки развиваются в стенке завязи и колонке

(Оганезова, 1986). На примере *E. brachystemon* мы наблюдали процесс вскрывания плода — 3-гнездной коробочки. Первоначально образуется щель в стенке гнезда завязи, которая быстро увеличивается, что приводит к резкому разрыву ткани колонки; возникающие при этом механические толчки способствуют выбросу семян из плода.

Характеристики семязачатков (гемитропного, 2-интегументального, крассинуцеллятного, с ариллусом и плацентарным обтуратором) у видов *Eremurus* и *Asphodeline* также сходны. Интересно отметить, что первоначально 4-слойная ткань ариллуса в процессе созревания семени увеличивается до 5—6-слойной за счет периклинальных делений второго слоя. В зрелом семени ариллус покрывает всю его поверхность, придавая черным, 3-гранным семенам эремурусов сероватый оттенок и образуя крыловидный вырост в одной из граней семени. Ткань ариллуса может быть составлена тонкостенными клетками и легко разрушаться (*E. inderiensis*) или, наоборот, клетки его наружной эпидермы со значительно утолщенными наружными стенками, которые сосочковидно вытянуты, клетки же субэпидермального слоя местами значительно вытягиваются в радиальном направлении, формируя гребни на поверхности семени (*E. fuscus*, *E. olgae*, *E. brachystemon*). Для последнего вида характерно развитие в каждом гребне крупного идиобласта с рафидами (рис. 1, *Г*). У *E. himalaicus* и *E. anisoptera* выросты ариллуса по ребрам семени образуются за счет резкого увеличения числа слоев его основной паренхимы.

Процесс созревания и структура зрелой семенной кожуры и эндосперма у видов *Eremurus* близки к таковым у видов *Asphodeline* (рис. 1, *Г*).

Род *Paradisea* Mazzuc. В роде 2 вида, распространенных в Южной Европе и Восточном Тибете (Webb, 1980). Изучали *P. liliastrum* (L.) Bertol — Берлин, Далем; Австрия, Грац. 2 образца. Семя черное, без ариллуса, с выраженными ребрами вдоль рафе и антирафе.

Клеточная структура из-за маскирующего действия фитомеланов и сильного сжатия тканей плохо различима. Обработка жавелевой водой выявляет крупные, заполненные фитомеланами клетки экзотесты, наружная клеточная стенка которых дугообразная. Субэпидермально расположен слой изодиаметрических или тангентально вытянутых клеток с утолщенными периклинальными стенками. Клеточные стенки 2-го и 3-го слоев мезотесты иногда также утолщены. Клетки последних слоев тонкостенные. Эндотеста из мелких узких клеток. В области рафе и в несколько меньшей степени антирафе ткань тесты заметно разрастается. В этих же участках семени хорошо сохраняется 2-слойный тегмен, который в остальной части семени практически отсутствует. Эндосперм состоит из многочисленных слоев клеток с более или менее утолщенными клеточными стенками (рис. 1, *Д*).

Род *Anthericum* L. Насчитывает около 300 видов, распространенных в тропической и южной Африке, Мадагаскаре (бóльшая часть видов), а также в Европе, Восточной Азии и Америке. Изучали плоды и семена *A. ramosum* L. — Кавказ, LE; Ленинград; *A. liliago* L. — Ленинград; *A. saltii* Baker — Мозамбик, Мапуту; *A. algeriensie* (Boiss., Rent.) Chit. — Испания, Барселона. 6 образцов. Плод 3-гнездная коробочка. Семя черное, 3—4-гранное, редко с ариллусом (*A. saltii*), обычно без него.

Как специфику структуры плода следует отметить структуру выстилающей эпидермы. Она составлена прямоугольными крупными клетками с развитыми утолщениями внутренней и радиальных стенок. У *A. algeriensie* выстилающая эпидерма многослойная (4—5-слойная) равномерно утолщенная. Есть септальные нектарники.

Из всех исследованных видов ариллус развит только у *A. saltii*, который ранее выделялся в самостоятельный род *Trachyandra*. Как и у остальных асфоделовых, ариллус у этого вида покрывает всю поверхность семени. Он составлен 4—5 слоями почти одинаковых небольших тонкостенных клеток, среди которых встречаются идиобласты с рафидами. Структура семенной кожуры и эндосперма у видов рода *Anthericum* близка к описанной у рода *Paradisea* (рис. 1, *Е*).

Род *Bulbine* Wolf. В состав рода входят 55 видов, распространенных в тропической и южной Африке. Изучены зрелые семена видов *B. annua* Willd. — Италия, Триест; Ленинград; *B. asphodeloides* Spreng. — Франция, Льеж;

Мозамбик, Мапуту; *B. alloides* Willd. — Бельгия, Гент; *B. semibarbata* Haw. — ФРГ, Дюссельдорф. 6 образцов. Семя с ариллусом 3-гранное, черное. Ткани ариллуса, семенной кожуры и эндосперма по типу дифференциации сходны с таковыми у рода *Eremurus*.

Род *Bulbinella* Kunth. Составлен 15 видами, распространенными в южной Африке, Новой Зеландии, на островах Окленд и Кэмпбелл. Изучены плоды и семена у *B. angustifolia* L. B. Moore — Новая Зеландия, Крайстчерч; *B. robusta* Kunth — ЮАР, Кирстенбош. 2 образца. В оболочке плода каких-либо специфических структур не обнаружено. Семя 3-гранное, черное, с развитым ариллусом. Структура ариллуса, семенной кожуры и эндосперма сходна с таковой у рода *Eremurus*. Следует только отметить, что у видов рода ткань ариллуса обычно пропитана дубильными веществами и окрашена в коричневый цвет. Иногда она имеет лиловую окраску, причем краска легко выделяется в фиксирующий семя раствор. Вероятно, это антоцианы.

Род *Simethis* Kunth. Олиготипный род, оба его вида распространены в Западной и Южной Европе, северной Африке. Изучены плод и семя у *S. planifolia* (L.) Gren. — Португалия, Коимбра; Франция, Нант; Финляндия, Оулу. 6 образцов. Плод вскрывается так же, как у рода *Eremurus*. Семя округлое, черное, с ариллоидом вблизи рубчика.

В структуре плода следует отметить радиально вытянутые с незначительным пористым утолщением внутренней и антиклинальных стенок клетки выстилающей эпидермы. В тесте семенной кожуры выделяется экзотеста с выраженным утолщением наружной и антиклинальных клеточных стенок. Первые 2 слоя мезотесты характеризуются развитием утолщений наружных клеточных стенок.

Род *Echeandia* Ortega. Род составлен 12 видами, распространенными от Мексики до Гвианы. Изучены семена *E. ternifolia* Ortega — Берлин, Далем; Австрия, Грац. 3 образца. Семена черные, 3—4 (5)-гранные. Структура семенной кожуры сходна с таковой у родов *Paradisea*, *Anthericum*.

Род *Chlorophytum* Ker.-Gawl. В роде более 200 видов, распространенных в Южной Америке, Мадагаскаре, Индии, Австралии, Тасмании. Изучены плоды и семена *C. sternbergianum* Steud. — оранжереи Ин-та ботаники АН АрмССР, Ереван; *C. nepalense* Baker — ЮАР, Кирстенбош; *C. macrophyllum* Aschus — УССР, Черновцы; *C. mannii* Baker — Нидерланды, Неймеген. 4 образца. Плод — 3-гнездная коробочка, вскрывается по центру. В структуре завязи следует отметить крупные клетки выстилающей эпидермы, которые выделяются среди остальных небольших клеток немногослойной ткани завязи; причем на участках, примыкающих к перегородкам завязи, эти клетки периклинально делятся с образованием 2-слойной выстилающей эпидермы.

Семязачатки немногочисленные, анатропные, 2-интегументальные, нуцеллус многослойный, особенно в халазальной части, долго сохраняется.

Зрелые семена округлые, плоские или неправильно 3-гранные, черные. Семенная кожура по структуре близка к описанной у рода *Paradisea*. На примере этого рода мы наблюдали формирование специфичной структуры наружной клеточной стенки экзотесты (рис. 2, *А*, *Б*). На стадии дозревающего семени центральная часть его утолщенной наружной стенки радиально разрастается с образованием сосочковидного выпячивания. Позже происходит заполнение клеток этого слоя фитомеланами. На этой же стадии формируется утолщение наружной клеточной стенки субэпидермального слоя, происходит разрушение нуцеллуса и формирование эндосперма.

Род *Caesia* R. Br. 9 видов этого рода распространены в Южной Африке и Австралии. Изучены плоды и семена *C. contorta* Th. Dur et Schinz. — Cape province, Fenkloof Nature Reserve, S. W. Cape, ERE — 1 образец. Особенностью оболочки плода являются узкие, тангентально удлиненные клетки наружной эпидермы, покрытые толстой кутикулой, и мелкие изодиаметрические с утолщением внутренней и радиальных стенок клетки выстилающей эпидермы. Семя продолговато-округлое, черное, с беловатым ариллоидом в области рубчика. Структура семенной кожуры и эндосперма близка к описанной у представителей *Asphodeline* и *Eremurus*. В области рубчика хорошо заметен переход от прямоугольных, заполненных фитомеланами, с незначительным утолщением

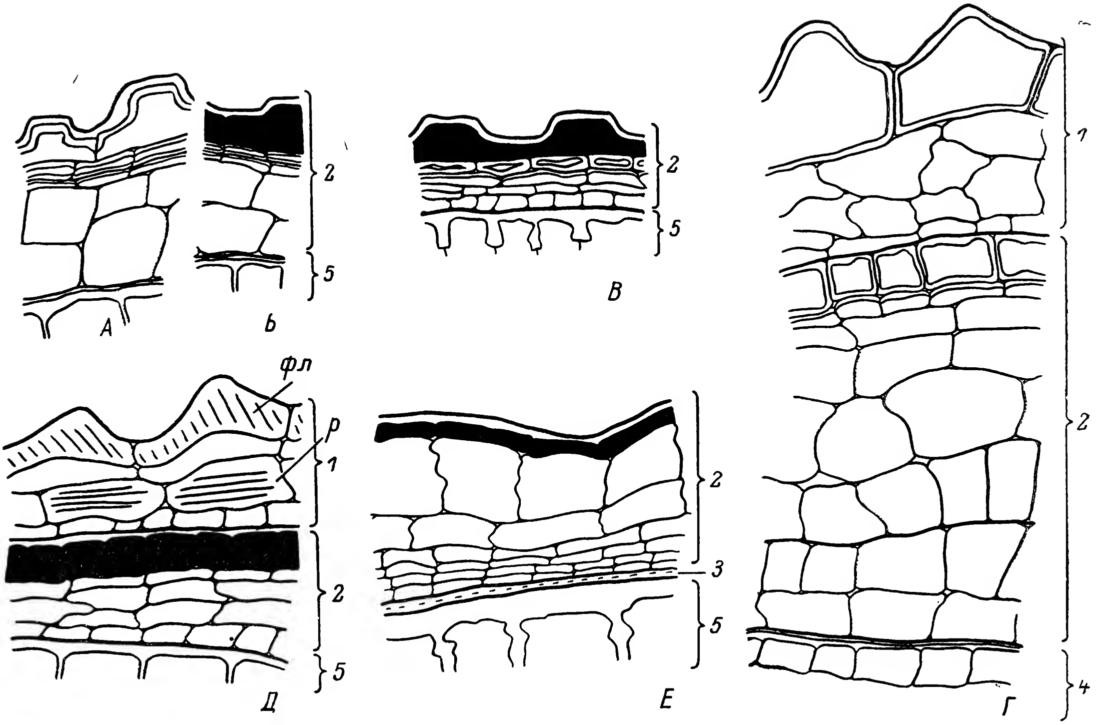


Рис. 2. Строение дозревающей (*А*, *Г*) и зрелой спермодермы (*Б*, *В*, *Д*, *Е*) некоторых представителей *Asphodeloideae* (×280).

А, *Б* — *Chlorophytum sternbergianum*, *В* — *Arthropodium cirrhatum* (обработано жавелевой водой), *Г*, *Д* — *Gasteria maculata*, *Е* — *Chlorogalum pomeridianum*. Условные обозначения те же, что на рис. 1; *фл* — флабофены.

стенок клеток эпидермы к радиально вытянутым, тонкостенным бесцветным клеткам эпидермы ариллоида.

Род *Arthropodium* R. Br. Олиготипный род, 9 его видов встречаются на Мадагаскаре, в Австралии, Новой Зеландии и Новой Каледонии. Изучены семена *A. cirrhatum* R. Br. — Ленинград; Венгрия, Гёделле; Нидерланды, Лейден, Роттердам; ФРГ, Карлсруэ, Дюссельдорф; Австрия, Грац; Ирландия, Дублин; *A. milleflorum* Macbride — Австрия, Грац; Бельгия, Гент; *A. paniculatum* R. Br. — Ленинград; *A. candidum* Raoul — Ленинград; ФРГ, Франкфурт — 14 образцов. Семена черные, неравномерно 4-гранные с закругленными ребрами.

Структура семенной кожуры во многом сходна с таковой у родов *Paradisea*, *Anthericum*, но есть некоторые специфические признаки. В области рафе происходит разрастание обоих интегументов. У некоторых видов проводящий пучок разрушается с образованием полости. Мощный эндосперм составлен тканью со значительным утолщением клеточных стенок (рис. 2, *В*).

Род *Anemmarrhena* Bunge. Монотипный род, единственный вид которого *A. asphodeloidea* Bunge встречается в Северном Китае. Изучены плод и семя — Китай, Пекин; Япония, Тсукуба. 4 образца. К особенностям структуры плода следует отнести радиально вытянутые с утолщенными периклинальными стенками клетки выстилающей эпидермы.

Семена удлиненные, 3—4-гранные, черные, с узкими крыловидными выростами вдоль ребер. Структура семенной кожуры и эндосперма близка к таковой у родов *Asphodeline* и *Eremurus*. В области рафе разрастается теста и сохраняется тегмен.

Род *Aloë* L. Насчитывает более 300 видов, распространенных в тропической и южной Африке, Мадагаскаре и Аравийском п-ове. Изучены плоды и семена у *A. rubrolutea* Schinz., *A. lettyae* Reynolds — оба из Венгрии, Дебрецена; *A. suprafoliata* P. Evans — Мозамбик, Мапуту; *A. striata* Haw. — Франция, Антиб; *A. grandidentata* Salm-Dyck — ЮАР, Кирстенбош; *A. saponaria* Haw. —

ЮАР, Кирстенбош; *A. vanbalenii* Pillans — оранжереи Ин-та ботаники АН АрмССР, Ереван. 7 образцов. В оболочке завязи *A. vanbalenii* необходимо отметить развитие крупных изодиаметрических клеток над выстилающей эпидермой каждого гнезда. Эти клетки вместе с прилегающими к ним клетками основной паренхимы завязи и выстилающей эпидермы выделяются своей интенсивно-зеленой окраской, что, вероятно, связано с большей, чем в остальных клетках, концентрацией хлоропластов. В процессе созревания плода это содержимое исчезает. Есть септальные нектарники. Плод — как у эремурусов, вскрывается по гнездам завязи и колонке.

Семязачаток гемитропный, 2-интегументальный, с ариллусом, крассинуцеллятный. Зрелые семена 3—4-гранные, черные, с бесцветным ариллусом, образующим крыловидные выросты по ребрам семени.

Строение ариллуса, семенной кожуры и эндосперма сходно с таковым у родов *Asphodeline*, *Asphodelus*.

Род *Gasteria* Duval. Все 70 видов этого рода приурочены к южной Африке (Poellnitz, 1938а). Изучены плоды и семена у *G. maculata* Haw. — оранжереи Ин-та бот. АН АрмССР, Ереван; Австрия, Грац; *G. ernesti-ruchii* Dinter — оранжереи Ин-та бот. АН АрмССР, Ереван; *G. kirsteana* Poelln. — Бельгия, Гент; Австрия, Грац; *G. verrucosa* Duval. — Великобритания, Серей; *G poelnitziana* Jacobsen — оранжереи Ин-та ботаники АН АрмССР, Ереван. 7 образцов. Как особенность структуры завязи у видов рода *Gasteria* можно отметить мелкоклеточный железистый эпителий септальных нектарников. Структура плода-коробочки без заметных особенностей.

Семязачатки гемитропные, 2-покровные, с ариллусом и обтуратором, крассинуцеллятные, наружный слой нуцеллуса отличается от остальных своей величиной и формой, образуя нуцеллярную эпидерму. Зрелое семя плоское, круглое, черное, ариллус образует крыловидный вырост вдоль ребра. Клеточные стенки ткани ариллуса пропитаны фитомеланами, которые образуют также скопления в клеточной полости наружной эпидермы. У *G. maculata* в этом слое накапливаются красновато-коричневые флабофены. Структура спермодермы близка к описанной у видов родов *Paradisea*, *Anthericum*: кроме специализированных, пропитанных фитомеланами клеток экзотесты, дифференцируется субэпидермальный слой с выраженным утолщением наружной клеточной стенки. Наблюдения в процессе развития семени позволили установить, что этот слой появляется в результате периклинального деления эпидермального слоя — экзотесты (рис. 2, *Г*, *Д*).

Род *Kniphofia* Moench. Составлен 75 видами, распространенными в восточной и южной Африке и на Мадагаскаре. Изучены плоды и семена у *K. aloides* Moench. — УССР, Черновцы; ФРГ, Франкфурт; Болгария, София; Венгрия, Будакалач; Бельгия, Мейзе; Нидерланды, Неймеген; Берлин, Далем; *K. rufa* Baker — УССР, Ялта, Черновцы; *K. pumila* Kunth — Нидерланды, Неймеген; Румыния, Клуж; *K. natalensis* Baker — Румыния, Клуж. 12 образцов. У видов рода *Kniphofia* структура оболочки плода довольно специфична. Наружная эпидерма составлена крупными прямоугольными на поперечном срезе клетками с выраженным утолщением периклинальных стенок и покрыта толстой складчатой кутикулой. Основная паренхима пропитана дубильными веществами и при созревании плода не разрушается. Выстилающая эпидерма по структуре сходна с наружной.

Семена с ариллусом, черные, 3-гранные. Ткань ариллуса из тонкостенных клеток (только по ребрам семени в клетках его наружной эпидермы развиваются утолщения наружной клеточной стенки), окрашена меланинами в фиолетово-черный цвет; в основной паренхиме ариллуса изредка встречаются идиобласты с рафидами. Структура семенной кожуры и эндосперма сходна с таковой у родов *Asphodelus*, *Eremurus*.

Род *Hawortia* Duval. Все 150 видов этого рода приурочены к южной Африке (Poellnitz, 1938б; Resende, 1949). Изучены плоды и семена *H. margaritifera* Haw. — Франция, Антиб; *H. herbacea* (Mill.) Stearn — ЮАР, Кирстенбош; *H. radula* Haw. — оранжереи Ин-та ботаники АН АрмССР, Ереван. 4 образца. Особенность структуры плода видов рода *Hawortia*: центральная часть колонки в ее верхней и средней частях полая, в основании же плода заполнена рыхлой паренхимой.

Семязачаток гемитропный, 2-покровный, с ариллусом и обтуратором. Нуцеллус в париетальной части семязачатка 1-слойный, в халазальной части многослойный. Зрелые семена округлые, уплощенные, черные, с узким крыловидным выростом по ребру. Структура ариллуса, семенной кожуры и эндосперма сходна с таковой у видов рода *Gasteria*.

Род *Bowiea* Harw. ex Hook. f. Олиготипный род. Оба его вида распространены в южной и восточной Африке. Изучены семена *B. volubilis* Harv. — Ленинград; УССР, Киев; ГДР, Берлин; Великобритания, Бристоль; *B. kilimandscharica* Mildbr. — ФРГ, Дюссельдорф; Швейцария, Базель. 7 образцов. Семена черные, продолговатые, закругленные. Экзотеста составлена прямоугольными на поперечном срезе клетками, заполненными меланинами. Первый слой мезотесты из мелких, узких клеток, последующие 3 слоя — из прямоугольных на срезе крупных клеток. Эндотеста из тангентально удлиненных, узких клеток. Тегмен обычно не сохраняется, но местами оба его слоя довольно крупных тонкостенных клеток хорошо заметны. Эндосперм многослойный, клетки с мощными пористыми утолщениями стенок.

Род *Chlorogalum* (Lindl.) Kunth. Олиготипный калифорнийский род, 7 видов. Изучены семена *C. pomeridianum* Kunth — США, Калифорния, Санта-Барбара. 1 образец. Семена черные, дугообразно изогнутые, вытянутые по концам в носик. Экзотеста из прямоугольных на поперечном срезе клеток, заполненных коричневым содержимым. Первый слой мезотесты из крупных прямоугольных на срезе клеток, остальные 5 слоев более мелкоклеточные. Эндотеста из мелких, узких клеток, местами почти не различимых. Остатки тегмена сохраняются только в области рафе, в остальной части семени он сжимается в подобие кутикулярной пленки. Кутикула тонкая. Эндосперм многослойный, его клетки без выраженных утолщений стенок (рис. 2, *Е*).

Обсуждение

Задача проведенного исследования состояла в выявлении признаков сходства и различия в структуре плода и семени представителей изученных родов. Общие признаки плода — наличие септальных нектарников и способ вскрывания по центральному шву и гнездам завязи. В структуре же спермодермы таковыми являются накопление в существенных концентрациях меланинов в экзотесте (исключение *Chlorogalum*), незначительная морфологическая дифференциация мезотесты (исключение *Chlorogalum*, *Bowiea*), отсутствие тегмена в зрелом семени — лишь изредка его остатки можно наблюдать в области рафе (исключение *Chlorogalum*, *Bowiea*). Наличие ариллуса также можно считать общим признаком. Хотя большинство представителей *Anthericinae* его лишены, но даже среди них встречаются роды (*Bulbine*, *Bulbinella*) и виды (*Anthericum saltii*), имеющие настоящий ариллус, тогда как среди *Asphodelinae* есть роды без ариллуса (*Paradisea*). Очевидно, тенденция к развитию ариллуса характерна для асфоделовых. Структурно ариллус асфоделовых не относится к элайосомам (Sernander, 1906). Он образует сухие крыловидные придатки, которые не набухают, не накапливают влагу, но придают хорошую плавучесть семенам. Последнее нами проверено на семенах видов рода *Eremurus*. Из этого следует, что ариллус асфоделовых вероятнее всего является приспособлением к анемохории и аквахории, частью комплекса диссеминации асфоделовых (в сочетании с автохорными механизмами вскрывания плода и особенностями строения цветочной стрелки) (Sernander, 1906).

Таким образом, по структуре плода и семени все изученные роды, за исключением *Chlorogalum* и *Bowiea*, составляют гомогенную группу и могут рассматриваться в границах единого таксона (семейства или подсемейства), как это предлагают R. Thorne (1965, 1983), J. Hutchinson (1973), Takhtajan (1980). Выделение из этой группы отдельного семейства (или подсемейства) *Anthericaceae* (Huber, 1969; Dahlgren, Clifford, 1982; Schulze, 1982) по изученным признакам не оправданно. Что же касается родов *Bowiea* и *Chlorogalum*, то если структура семенной кожуры и эндосперма последнего почти полностью соответствует свойственному сцилловым и особенно роду *Camassia* типу (Оганезова, 1982), в структуре семени рода *Bowiea* сочетаются признаки обоих подсемейств. Например, экзотеста рода *Bowiea* сходна с таковой у других асфоделовых, но тип дифференциации мезотесты и эндосперма типичны для сцилловых. По данным эмбриологии (Stenar, 1949), сохранение рода *Bowiea* среди асфоделовых вполне оправданно. Таким образом, только признаки структуры семени недостаточны для решения систематического положения этих родов, особенно рода *Bowiea*, но в то же время не противоречат их переносу в группу сцилловых, как это предлагается в ряде современных систем однодольных (Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Dahlgren, Clifford, 1982). Здесь необходимо отметить чрезвычайную близость сцилловых и асфоделовых. К этой же группе родства, безусловно, относятся луковые (Оганезова, 1986). Для названных групп общим являются: плод-коробочка с септальными нектарниками, который вскрывается по центральному шву и гнездам завязи; наличие меланинов в экзотесте; полное или почти полное сминание тегмена. Выявленная близость перечисленных групп лилейных согласуется с данными морфологии, биохимии, палинологии, географии. Морфологически они различаются по двум главным признакам — типу жизненных форм (корневищные, розеточные и луковичные многолетники, изредка однолетние травы) и типу соцветия (колосовидное и зонтичное). Выделенные признаки укладываются в эволюционные морфологические ряды и не могут служить аргументами против родства вышеназванных таксонов. Не исключают возможности такого родства данные по химии белков семян (Чупов, Кутявина, 1978; Шнеер, 1983; Чупов, 1984а, б).

Использование биохимических данных в систематике и, в частности, в систематике лилейных является предметом оживленной дискуссии (Ankermann, 1927; Tyler, 1961; Hegnauer, 1963; Bate-Smith, 1968; Gornall et al., 1970; Thorne, 1983). Однако вопрос о приложении данных биохимии к систематике до сих пор остается нерешенным. A. Cronquist (1977, 1980) сделал попытку анализа современного состояния этого вопроса и рассмотрел данные биохимии под углом зрения эволюции. Главный его вывод в следующем: расхождения, которые возникают между данными биохимии и традиционными методами исследования вероятнее всего связаны с неразработанностью биохимического метода, который обычно проводится для небольшой группы веществ, а не всего биохимического комплекса; неверным может быть и современное толкование коррелятивных связей, которые вскрываются этим методом.

Нас это интересует главным образом из-за наличия или отсутствия фитомеланов (или флабофенов) в семенной кожуре лилейных. Этому признаку ряд авторов (Huber, 1969; Dahlgren, Clifford, 1982) придает большое значение. Как нам кажется, поскольку эти вещества во многом обусловливают механические свойства семенной кожуры, тип обмена, обеспечивающий их образование, должен входить в комплекс признаков, определяющих распространение видов и родов. В этом убеждает сопоставление ареалов асфоделовых (в основном юг Африки, Мадагаскар, реже Индия и Южная Америка), сцилловых (современное и древнее Средиземноморье, юг Африки) и луковых (современное и древнее Средиземноморье, юг Африки, Америка). Ареалы такого типа, с одной стороны, свидетельствуют о безусловной генетической близости этих групп, с другой — наложение ареалов в Африке и Средиземноморье является важным свидетельством тенденции изученных групп к ксерофильной эволюции, в которой, вероятно, немалая роль принадлежит структурным и биохимическим особенностям семени.

В заключение можно сказать, что объем *Asphodeloideae* (или *Asphodelaceae*), ограниченный трибами *Asphodeleae* и *Aloineae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888), согласно признакам структуры семенной кожуры, кажется наиболее естественным. По ряду признаков (отсутствие или наличие ариллуса, характер дифференциации мезотесты) подсемейство распадается на две трибы — *Asphodeleae* (включая *Aloineae*) и *Anthericeae*.

Роды *Bowiea* и *Chlorogalum* по характеру экзотесты, мезотесты и тегмена отличаются от остальных асфоделовых и приближаются к сцилловым (особенно *Chlorogalum*). Таким образом, данные по спермодерме не противоречат их включению в *Scilloideae*, если по комплексу других признаков этот перевод очевиден.

На основании ряда признаков структуры плода (септальные нектарники, тип вскрывания) и семени (наличие меланинов в экзотесте, сжатие тегмена) становится ясной значительная близость между подсемействами *Asphodeloideae*, *Scilloideae*, *Allioideae*. В этой группе таксонов сходные свойства структур скорее всего связаны общим происхождением, что определило тенденцию таксонов к распространению и эволюции в ксерофитных условиях. Нам кажется, что объединение вышеназванных таксонов в одно семейство (или порядок) наиболее правильно отразит их происхождение и дальнейшую эволюцию.

ЛИТЕРАТУРА

Введенский А. И. Род *Eremurus* M. B. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 186—212. — *Иконников С. С.* Род *Eremurus.* — В кн.: Флора Европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 211—214. — *Комар Г. А.* Ариллусы, их природа, строение и функция. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 5, с. 715—724. — *Комар Г. А.* О типе семяпочки некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 800—805. — *Комар Г. А.* Морфология семяпочек семейства лилейных. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 417—427. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосемянных. М.; Л.: Изд-во иностр. лит., 1954. 439 с. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых *Liliaceae* в связи с систематикой семейства. II. *Scilloideae.* — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 729—742. — *Оганезова Г. Г.* Способ осветления анатомических срезов растений. А. с. 1253500 (СССР). — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Allioideae* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 3, с. 300—310. — *Прозина М. Н.* Опыт построения филогенетического развития рода *Eremurus.* — Биол. журн., 1937, т. 6, № 3, с. 487—512. — *Савченко М. И., Комар Г. А.* Морфология семяпочек некоторых однодольных. — В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у некоторых покрытосемянных растений. М.; Л.: Наука, 1965, с. 74—113. — *Сравнительная* анатомия семян. Т. 1 / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Харкевич С. С.* О некоторых лилейных флоры Кавказа. — В кн.: Новости систематики высших растений. М.; Л.: Наука, 1966, с. 41—47. — *Чупов В. С.* Положение *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Серологическое исследование. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 762—771. — *Чупов В. С.* Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Анализ признаков. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 11, с. 1451—1461. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—493. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян. — Бот. журн., 1983, № 1, с. 49—54. — *Ankermann F.* Die Phylogenie der Monokotyledonen. — Bot. Archiv, 1927, Bd 19, S. 1—78. — *Bate-Smith E. C.* The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. 2. Monocotyledons. — J. Linn. Soc., 1968, vol. 60, N 383, p. 325—356. — *Corner E. J. H.* The seeds of Dicotyledons. Cambridge, 1976, vol. 1. 311 p. — *Cronquist A.* On the taxonomic significance of secondary metabolites in angiosperms. — Plant Syst. Evol., suppl. 1, 1977, p. 179—189. — *Cronquist A.* Chemistry in plant taxonomy: an assesment of where we stand. — Systematics association. Spec. vol. Chemosystematics: principles and practice, 1980, N 16, p. 1—27. — *Dahlgren R., Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London etc.: Acad. Press, 1982. 377 p. — *Davis G.* Systematic embryology of angiosperms. New York etc., 1966. 528 p. — *Daumann E.* Das Blütennektarien der Monocotyledonen unter besonderes Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Fed. Rep., 1970, Bd 80, Hf 7, S. 436—590. — *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Teil 2, Abt. 5. 162 S. — *Eunus A. M.* Contribution to the embryology of *Liliaceae.* 3. Embryology and development of the seed in *Asphodelus tenuifolius* Cav. — Lloydia, 1952, vol. 15, N 3, p. 149—155. — *Gornall R. J., Bohm B. A., Dahlgren R.* The distribution of flavanoids in the angiosperms. — Bot. Not., 1970, vol. 132, N 1, p. 1—30. — *Hegnauer R.* Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd 2. Monocotyledoneae. Basel; Stuttgart, 1963. 324 S. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mitt. Bot. Staats. München, 1969, Bd 8, S. 219—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford: Univ. Press, 1973. 968 p. — *Joschi A. C.* Megasporogenesis in *Aloë vera* L.—J. Ind. Bot. Soc., 1937, vol. 16, N 5, p. 532—537. — *Krause K. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930, Aufl. 2, Abt. 15, S. 227—386. — *Lonay H.* Analyse coordonnée des travaux relatifs a l'ánatomie teguments seminaux. — Arch. Inst. Bot. Univ. Liege, 1907, N 4, p. 3—146. — *Maheshwari P., Singh H. B.* The development of the female gametophyte of *Asphodelus tenuifolius.* — J. Ind. Bot. Soc., 1930, vol. 9, N 1, p. 31—39. — *Melchior H.* Reihe Liliiflorae. — In: Engler Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin: Nicolassee, 1964, Bd 2, Aufl. 12, S. 513—543. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926, Bd 2, Teil B, Abt. 2. 364 S. — *Pijl L.* On the arillodes of *Nephelium*, *Euphorbia*, *Litchi* and *Aesculus* and seed of *Sapindaceae* in general. — Acta Bot. Neerl., 1957, vol. 6, N 5, p. 618—641. — *Pijl L.* Principles of dispersal in higher plants. Berlin, 1969. 159 S. — *Poellnitz K.* Zur Kenntnis der Gattung *Gasteria* Duval. — Fedd. Repert., 1938a, Bd 43, S. 233—250. — *Poellnitz K.* Über Sektionen der Gattung *Haworthia* Duval. — Fedd. Repert., 1938b, N 44, S. 200—241. — *Resende J.* Variability and taxonomy in the genus *Hawortia.* — Port. Acta Biol., 1949, ser. B (Heuriques), p. 1—18. — *Sernander R.* Eutwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — Kungl. Svenska Vet. Hand., 1906, vol. 41, N 7, p. 1—410. — *Schnarf K.* Über das Embryosackhaustorium bei *Anthericum.* — Öster. Bot. Z., 1928, Bd 77, S. 287—291. — *Schnarf K.* Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung des Aloius und ihrer systematischen Bedeutung. — Öster. Bot. Z., 1944, Bd 93, S. 113—122. — *Schnarf K., Wunderlich R.* Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae — Asphodeloideae.* — Flora, 1939, Bd 33, S. 297—327. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 9. *Anthericaceae.* — Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena: Math.-Nat. R; 1982, Bd 31, Hf 2, S. 291—307. — *Stenar H.* Zur Embryologie der *Veratrum* und *Anthericum* Gruppe. — Bot. Not., 1928a, Bd 17, N 9, S. 357—378. — *Stenar H.* Zur Embryologie der *Asphodeline*-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisea.* — Svensk. Bot. Tidskr., 1928b, vol. 22, N 1—2, p. 145—159. — *Stenar H.* Zur Kenntnis der Embryologie und Raphidenzellen bei *Bowiea volubilis* Harvey und anderen Liliazeen. — Acta Hort. Berg., 1949, Bd 15, N 3, S. 45—63. — *Strasburger E.* Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena: Fischer, 1879. 173 S. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 226—359. — *Thorne R. F.* Synopsis of a putative phylogenetic classification of the flowering plants. — Aliso, 1965, vol. 6, N 4, p. 57—66. — *Thorne R. F.* Proposed new realignments in the angiosperms. — Nord. J. Bot., 1983, N 3, p. 85—117. — *Tyler V. E.* Chemical characteristics of plant families of medicinal importants. 2. Monocotyledons. — Lloydia, 1961, vol. 24, N 2, p. 57—64. — *Webb D.* Genus *Eremurus* Bieb.; genus *Paradisea* Maz. — In: Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1980, vol. 5, p. 18. — *Wendelbo P.* Studies in oriental Liliiflorae. — Nytt. Mag., 1961, vol. 9, N 1—2, p. 211—214. — *Wendelbo P.* Further notes on *Eremurus* in Aphganistan. — Acta Horti Götob., 1966, vol. 28, N 3, p. 57—63. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. Press, 1966. 1214 p. — *Wunderlich R.* Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermem. — Öster. Bot. Z., 1959, Bd 106, Hf 3/4, S. 203—293.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 11 III 1986.

SUMMARY

Asphodeloideae subfamily (or family) is composed of *Asphodeleae* (including *Anthericeae*) and *Aloineae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888) tribes which was proved by the comparative anatomical analysis of fruits and seeds. Data on the seed coat structure confirm the inclusion of genera *Bowiea* and *Chlorogalum* in *Scilloideae* (or *Hyacinthaceae*). The other genera of *Asphodeloideae* s. Engl. are treated as aberrant for this group. The affinity of *Asphodeloideae*, *Allioideae* and *Scilloideae* subfamilies (or families) is emphasized.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.734 : 551.782.13 (478.9)

А. Г. Штефырца

РОДЫ *ROSA* И *SORBUS* (*ROSACEAE*) РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЫ БУРСУКА (МОЛДАВИЯ)

A. G. STEPHYRTZA. *ROSA* AND *SORBUS* (*ROSACEAE*) GENERA IN THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDAVIA)

Из раннесарматской флоры Бурсука описаны новые виды: *Rosa iljinskiae*, *R. bursukensis*, *Sorbus danastrensis*, впервые установленные в ископаемом состоянии, новый для Молдавии *Rosa petraschkevichii*, а также *Rosa* sp.

Раннесарматская флора Бурсука исследована по остаткам плодов и семян (Негру, 1972, 1980), остаткам спор и пыльцы (Мицул, 1977) и автором данной статьи по отпечаткам листьев. К настоящему времени по отпечаткам листьев во флоре описано 49 видов (Штефырца, 1974, 1978, 1980, 1982а, б, 1985), а предлагаемая работа добавляет к ним еще 5.

Флора Бурсука очень своеобразна в экологическом отношении, в ней представлено много видов, входивших в заросли ксерофитных и полуксерофитных кустарников и даже формации гариги. Эти растительные формации, как правило, почти не оставляют ископаемых остатков, флора Бурсука является редким исключением.

Экологическое своеобразие флоры обусловливает вторую ее особенность — необычайно высокий процент эндемизма. На 54 установленных вида приходится 13 новых, из них половина приурочена к кустарниковой формации. Кроме того, для флоры Бурсука характерно то, что большинство современных близких видов ныне обитает в Китае, Японии и Северной Америке.

Все вышеуказанные особенности флоры Бурсука ярко отражаются в обсуждаемых представителях семейства розоцветных; из 4 описываемых видов — 3 новых. Современные близкие им виды произрастают: 2 в Китае и Японии и 2 в Северной Америке.

Род *Rosa* вообще редко встречается в ископаемом состоянии, наиболее полные сводки по нему дали F. Kircheimer (1942) и H. Becker (1963). По обилию видов рода *Rosa* флора Бурсука выделяется из всех ранее известных ископаемых флор не только СССР, но и за его пределами. В ней установлены 3 вида: *R. iljinskiae* Stephyrtza, *R. bursukensis* Stephyrtza, *R. petraschkevitschii* Iljinskaja и описана еще *Rosa* sp.; близкие к ним современные виды относятся к трем секциям: *Synstylae* (DC.) Rehd., *Carolinae* (Crép.) Rehd. и *Banksiae* (Lindl.) Rehd. (Schneider, 1906).

Исключительно интересно наличие во флоре видов *R. iljinskiae* и *R. bursukensis*. Современные их аналоги *R. cathayensis* Bailey и *R. foliolosa* Nutt. довольно резко различаются по экологии. Так, *R. cathayensis* произрастает в Китае по берегам ручьев, в то время как *R. foliolosa* обитает в прериях Техаса. Не менее интересна и находка *R. petraschkevichii*, известной до сих пор в СССР только в сарматских флорах горы Повитруле в Закарпатье и среднемиоценовых флорах Предкарпатья.

Интересно отметить, что до сих пор на территории европейской части и на Кавказе известны только остатки роз, имеющих камптодромное жилкование, а виды флоры Бурсука *R. iljinskiae* и *Rosa* sp. с краспедодромным жилкованием. Мелколистность листьев роз Бурсука отличает их от всех описанных ранее видов и свидетельствует о том, что, очевидно, это были какие-то особые южные виды — ксерофильные или мезоксерофильные.

Такое систематическое богатство рода *Rosa* во флоре Бурсука может быть объяснено только существованием в третичное время в северном полушарии очень богатой теплоумеренной флоры, которая подверглась затем элиминации, и представители секций, ранее распространенных повсеместно, сохранились ныне только в отдельных убежищах. Например, одни виды секции *Carolinae* встречаются в Северной Америке, другие — в Китае и Японии, секции *Banksiae* — только в Китае и Японии, а виды секции *Synstylae* — один в Европе, а большинство — в Японии и Китае. При этом вид флоры Бурсука заметно ближе к одному из китайских видов, чем к европейскому.

Sorbus danastrensis Stephyrtza близок к современному североамериканскому *S. scopulina* Greéne, произрастающему по краям болот и берегам ручьев. Описанные ранние ископаемые виды имеют в основном простые листья, со сложными — описан только *S. aucuparia* L. var. *fossilis* в сарматских флорах Амвросиевки (Пименова, 1954) и Вале (Челидзе, 1970).

Розы дополняют кустарниковую формацию флоры Бурсука, в которой ранее были описаны *Chamaerops humilis* L.var. *fossilis* Kolak., *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* Stephyrtza, *Berberis bursukensis* Stephyrtza, *Vitis moldavica* Stephyrtza, *Pyracantha coccinea* Roem. (fossilis), *Paliurus tiliifolius* (Ung.) Bůžek, *Clematis iljinskiae* Stephyrtza, *Marsdenia taktajanii* Stephyrtza, а в лесной добавляется еще род *Sorbus*.

Таким образом, розоцветные представлены во флоре Бурсука 3 родами — *Sorbus*, *Pyracantha* (Штефырца, 1978), *Rosa* — и 5 видами. По остаткам эндокарпов А. Г. Негру (1972) описал во флоре Бурсука *Pyracantha* cf. *coccinea* Roem. и *Rubus laticostatus* Kirchh. Остальные флоры Молдавии обогащают состав розоцветных только одним видом *Crataegus oxyacanthoides* Goepp., установленным в среднесарматской флоре Гидигича (Якубовская, 1955). Проведенные исследования розоцветных флоры Бурсука обогатили ископаемую флору Земли 3 новыми видами, а ископаемую флору Молдавии 2 родами и 4 видами.

Ниже приводятся их описания и изображения. Все рисунки выполнены автором.

Описываемый материал хранится в Ботаническом саду АН МССР (КБС), кол. 1 и 2.

Rosa iljinskiae Stephyrtza sp. nov.

(рис. 1, *1—10*; табл. I, *1—3*)

1968. *Rosa bessarabica* Stephyrtza, nom. nud., Штефырца, Нов. дан. о фл. ран. сармата Молдавии, с. 52.

Диагноз. Листья непарноперистые с наиболее крупными листочками в средней части листа, число листочков превышает 9, они продолговато-обратнояйцевидные, от 2 до 2.5 см дл., с острой верхушкой и узкоклиновидным асимметричным основанием. Край мелкозубчатый, зубчики простые, редко 1 или 3 имеют по дополнительному зубчику, зубчики острые или тупозакругленные с насаженным острием. Главная жилка тонкая. Вторичные жилки тонкие, прямые, краспедодромные, у края слегка дуговидные, в нижней и средней частях листочка отходят под углом 35—45°, а в верхней — под несколько большим углом, все идут в зубцы, посылая веточки в бухты, реже они раздваиваются, посылая веточки в дополнительный зубчик. Третичные жилки редкие, в нижней половине листочка перпендикулярны вторичным, а в верхней — главной жилке — более мелкие жилки образуют ячейки неправильной формы.

Голотип. Кол. 1, обр. 1206, н. сармат с. Бурсук, хранится в КБС — рис. 1, *1*, *2*; табл. I, *1*.

Исследованные экземпляры: 1206, 1208—1210, 1212, 1215, 1216—1218.

На отп. 1206 — голотипе вида — сохранилась верхняя часть листа (табл. I, *1*) с рахисом 0.1 см толщ., без следов шипиков. На правой стороне имеются четыре листочка, на левой — два, они супротивные, сидячие, верхние листочки по размерам немного меньше других. Верхняя пара листочков достигает

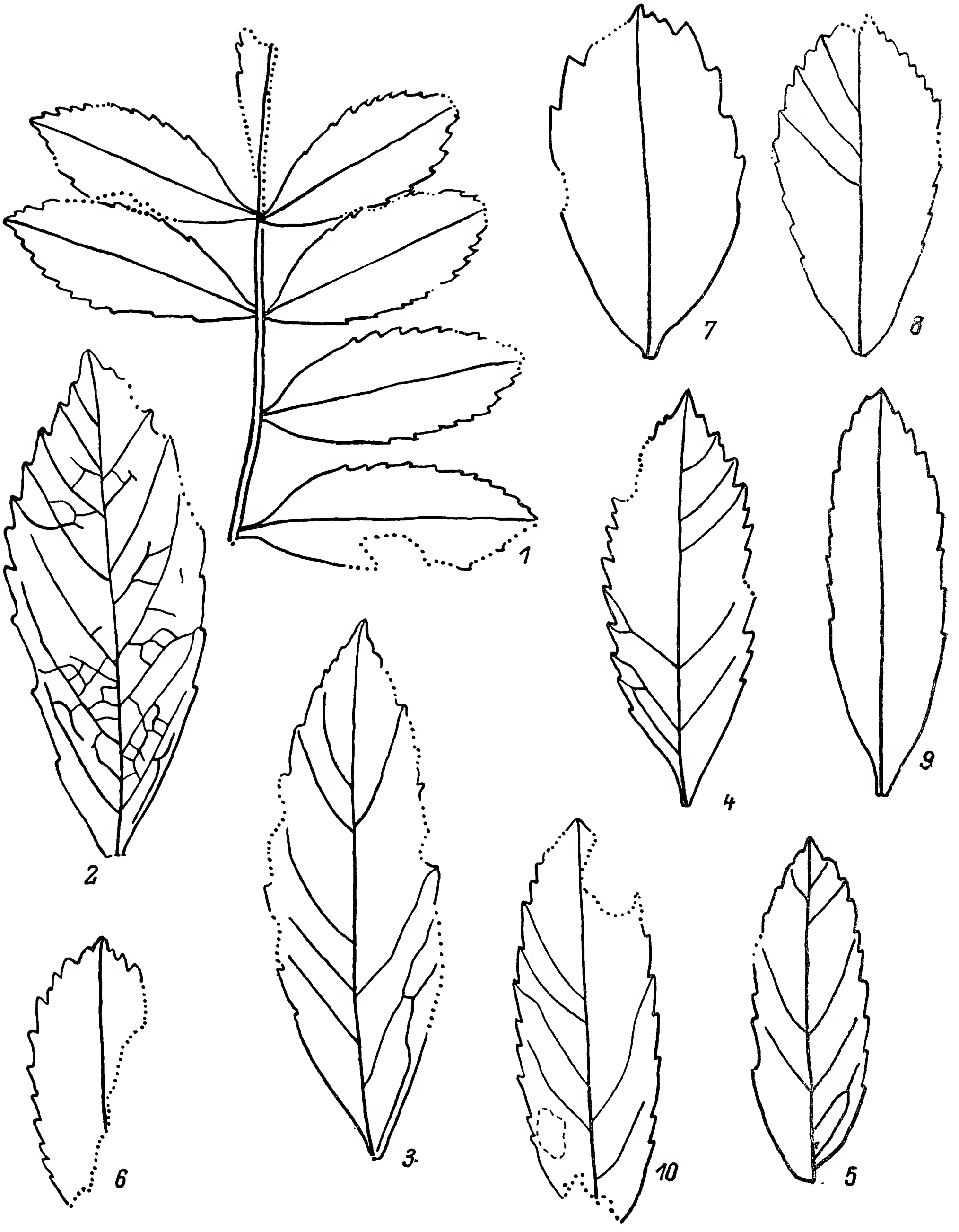
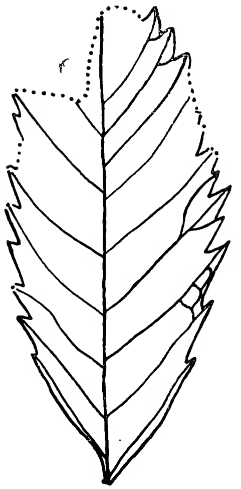


Рис. 1. *Rosa iljinskiae.*

1 — голотип, отп. 1206, ×2; *2* — то же, его листочек, ×3.8; *3* — отп. 1210, ×3; *4* — отп. 1216, ×3; *5* — отп. 1215, ×3; *6* — отп. 1214, ×3; *7* — отп. 1212, ×3; *8* — отп. 1209, ×3; *9* — отп. 1217, ×3; *10* — отп. 1208, ×3.

1.7 см дл. и 0.6 см шир., листочки нижней пары были около 2.2 см дл. (сохранилось 2 см) и 0.7 см шир. От конечного листочка осталась часть основания на черешочке 0.3 см дл. Основание листочков узкоклиновидное, слегка оттянутое, неравнобокое (рис. 1, *4*, *9*). Верхушка острая, сохранилась у двух левых листочков. Зубчики мелкие, по 7—8 на 1 см края, начинаются со второй 1/4 или 1/3 листа, острые в нижней части, вверх направленные с длинной спинкой и в 3—4 раза более короткой верхней стороной, простые, иногда 1—3 зубчика имеют по одному дополнительному зубчику. Острие на зубчиках не везде сохранилось. Главная жилка тонкая, только в нижней части чуть толще. Вторич-

Рис. 2. *Rosa* sp., отп. 1213, × 3.



ные жилки немного тоньше главной, в числе от 5 до 10, нижние почти супротивные, отходят от главной под углом 35—45°, вторая пара вторичных жилок обычно поднимается выше середины листочка, верхние очередные, отходят под углом 55—65° и направляются в зубчики, иногда вторичные жилки раздваиваются и веточки идут в зубчики или бухты. Третичные жилки редкие, совпадающие или несовпадающие, перпендикулярные вторичным, а в верхушке листочка перпендикулярные главной; более мелкая сеть жилок следующего порядка образует тонкую сеть из неправильных ячеек.

Кроме неполного сложного листа, сохранились 8 отдельных листочков, все они сходны во всем с листочками сложного листа, из них отп. 1210 (рис. 1, *3*) более крупный — имеет 2.5 см дл. и 0.8 см шир.

Описываемый лист и листочки по форме основания и края, характеру жилкования (вторичные жилки, идущие в зубчики, их раздвоение) очень сходны с листочками современного китайского *R. cathayensis* Bailey из секции *Synstylae* (гербарный лист № 14830, 1927, Coll. C. Y. Chiao, Det. by E. D. Merrhl, Lotus Jake, Nanking, табл. I, *4*). Но он отличается меньшим числом листочков в листе, обратно-яйцевидной формой листочков, большими их размерами. *R. cathayensis* — кустарник, произрастающий по берегам ручьев.

Более отдаленное сходство описываемый нами вид проявляет с листьями европейского вида *R. arvensis* Huds., распространенного в СССР на Украине и в Западной Европе. Часть листочков современного вида имеет краспедодромное жилкование, а другая часть — камптодромное, и в пределах одного листочка могут сочетаться оба типа жилкования; вторичные жилки не так высоко поднимаются, как у ископаемого, и зубчики края более острые.

Rosa sp.

(рис. 2; табл. I, *5*, *6*)

Исследованные экземпляры: 1213.

В коллекции сохранился неполный отпечаток продолговато-овального листочка (без верхней части), который по характеру зубцов не мог быть отнесен к какому-либо описанному виду (рис. 2).

Предполагаемая длина — 2.5 см (сохранилось 2 см), наибольшая ширина выше середины — 0.9 см. Основание клиновидное, асимметричное, слегка оттянутое, левая сторона пластинки у́же правой. Край зубчатый, в основании цельный, первые зубчики начинаются на расстоянии 0.6—0.7 см, мелкие, выше крупнее, острые с оттянутой верхушкой, иногда более крупные имеют по дополнительному маленькому зубчику, у большинства кончики зубчиков не сохранились. Главная жилка утончается по мере приближения к верхушке. Вторичные жилки в числе 8—9, отходят от главной под углом 30—35°, краспедодромные, отдающие ветви в бухты, иногда вторичные жилки раздваиваются и одна ветвь идет в зубчик, а другая соединяется с близлежащей жилкой.

Для описываемого листочка (среди ископаемых и современных) сходных не обнаружили. По характеру жилкования он сходен с *R. iljinskiae* и относится несомненно также к секции *Synstylae*, отличаясь заметно большей величиной, острыми зубчиками с оттянутой верхушкой, частично отклоненными в сторону, слабо поднимающимися вторичными жилками и более открытым углом их отхождения.

Rosa bursukensis Stephyrtza sp. nov.

(рис. 3, *1*, *2*; табл. I, *7*, *8*; табл. II, *1*)

Диагноз. Листья непарноперистые, со слегка крылатым рахисом, с очень мелкими узкообратнояйцевидными сидячими листочками, которых

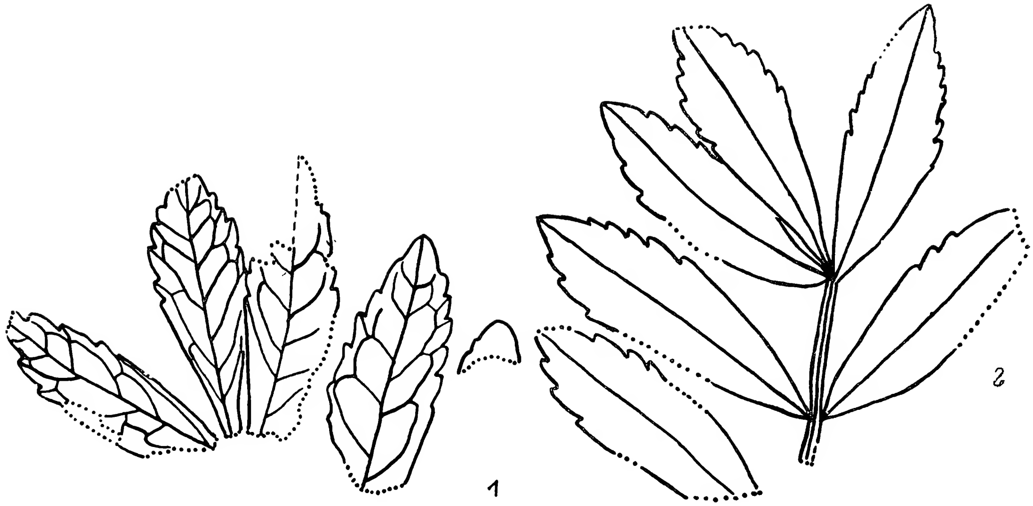


Рис. 3. *Rosa bursukensis.*

1 — голотип, отп. 1211, ×3; *2* — его противоотпечаток, 1211а, ×3.

больше 7, длина их в 3 раза и более превышает ширину. Основание узкоклиновидное, оттянутое. Верхушка острая. Край зубчатый, в основании цельный, зубчики начинаются около середины листочка, реже ниже ее, тупые, с закругленной спинкой, прижатые. Вторичные жилки в числе 5—7 пар, они соединяются между собой угловатыми петлями, от которых отходят веточки в зубчики и бухты. Третичные жилки редкие, перпендикулярные главной или вторичным, соединяются с жилками следующего порядка и образуют рыхлую сеть.

Голотип. Кол. 1, отп. 1211 с противоотпечатком 1211а, н. сармат, Бурсук, хранится в КБС — рис. 3, *1*, *2*; табл. I, *7*, *8*.

Исследованные экземпляры: 1211 с противоотпечатком 1211а.

В коллекции описываемый нами вид представлен отпечатком и противоотпечатком фрагмента верхней части непарноперистого листа 2.4 см дл. Сохранился участок слегка крылатого рахиса 1 см дл. (рис. 3, *2*). Листочки очень мелкие, 1.4—1.6 см дл. и 0.3—0.5 см шир., узкообратнояйцевидные, сидячие, сохранились в числе 7, всего же их было не меньше 9. Конечный и первая пара верхних листочков меньше листочков следующей пары, в то время как листочки нижней пары примерно равны самым верхним. Основание листочков узкоклиновидное, оттянутое, хорошо сохранилось на противоотпечатке 1211а (рис. 3, *2*). Верхушка острая. Край зубчатый, зубчики начинаются обычно выше середины, редко несколько ниже нее; зубчики тупые, с закругленной спинкой, прижатые, по 3—5 на 1 см края. Вторичные жилки в числе 5—7 пар, отходят от главной под углом 40—55°, слегка дуговидные, соединяются между собой угловатыми петлями, посылая веточки в зубчики и бухты, что видно на отп. 1211 — голотипе (рис. 3, *1*). Третичные жилки редкие, слабо просматриваются даже под бинокуляром, перпендикулярные вторичным, иногда главной, соединяются с жилками следующего порядка и образуют рыхлую сеть.

Листья из Бурсука по сидячему конечному листочку, по крылатому рахису, форме и величине листочков, форме основания, характеру жилкования очень близки к листьям современного североамериканского вида *Rosa foliolosa* Nutt. из секции *Carolinae* (гербарный лист № 795, Leg. J. Reverchon, табл. I, *9*, *10*), произрастающего в прериях Техаса.

Описываемые нами листья отличаются от современного вида числом зубцов на 1 см края (у ископаемого их 3—4, а у современного — 7—8), тупыми, закругленными зубчиками, тогда как у современного зубчики крупные, треугольные, неравносторонние, более острые и начинаются у большинства листочков ниже середины.

Rosa petraschkevitschii Iljinskaja

(рис. 4, *1—3*; табл. II, *2—5*)

1959. *Rosa petraschkevichii*, Ильинская, Верхнемиоцен. фл. горы Повитруле, с. 612, табл. IV, *1—6*; рис. 3.
1961. Ильинская и Шварева, Миоцен. фл. Косова, с. 146, табл. I, *7*, *7а*; табл. IV, *3*.
1962. Шварьова, Верхньотортонська фл. Вербiвця, с. 101, рис. 2, 5.
1963. Шварева, Миоцен. фл. окр. с. Рошнято, с. 92, табл. II, *7*; табл. III, *6*, *6а*.
1977. Шварьова, Доповнення до міоценової фл. Мишина, с. 100.
1983. Шварева, Миоценовая фл. Предкарпатья, с. 116, табл. XXIX, *3—6*, *10*; XXXVI, *1*, *2*; XIV, *8*, *9*; XVI, *5*, *6*; XX, *3*, *4*; рис. 23, *8*, *9*; рис. 24, *4—7*.

Голотип. Отпечаток части сложного листа, описанный из нижнесарматских отложений горы Повитруле в Закарпатье (Ильинская, 1959, табл. IV, *1*; рис. 3).

Исследованные экземпляры: кол. 1, обр. 1172, 1174, 1180, 1372, кол. 2, обр. 144.

Описываемый вид представлен в коллекции пятью листочками, из них полные два, на двух отсутствуют верхушки и поврежден край, а один — обр. 1172 (рис. 4, *3*), имеющий наилучшую сохранность всех деталей, в том числе и жилкования, — представляет верхнюю часть листочка. Листочки овальные или овально-продолговатые, размером 2.2—4.5 см дл. и 1.1—2.2 см шир.; наибольшая ширина ниже или около середины. Основание клиновидное или слегка округло-клиновидное, верхушка коротко заостренная, заканчивается небольшим зубцом, край пильчато-зубчатый; зубцы острые, верхняя сторона их короткая, вогнутая, нижняя — выпуклая, округлая, на 1 см края приходится по 5—8 зубцов. Главная жилка прямая или дуговидная, слегка утончается к верхушке. Вторичные жилки довольно тонкие, в нижней части почти попарно сближенные, в верхней — очередные, отходят под углом 65—80°, образуют между собой дуговидные анастомозы, веточки от которых идут в зубцы. Отчетливо видны третичная сеть и сеть жилок более мелкого порядка.

Рассматриваемые листочки по общей форме, по форме основания и верхушки, характеру жилкования очень близки к таковым, описанным И. А. Ильинской (1959), а также Н. Я. Шваревой (1983), и отличаются лишь чуть более крупным размером. Как установила Ильинская (l. с.), к нему близок современный вид *R. banksiae* R. Br. из секции *Banksiae*, распространенный в Китае и Японии и представляющий лазящий кустарник. Размеры листьев у него варьируют в довольно широких пределах — они могут быть такими же мелкими, как закарпатские и предкарпатские экземпляры *R. petraschkevichii*, а на многих гербарных

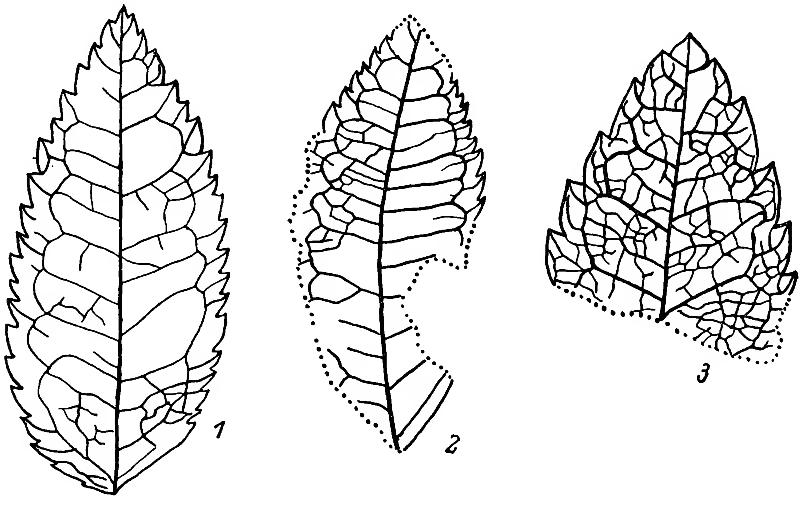


Рис. 4. *Rosa petraschkevichii*.

1 — отп. 1172, ×2; *2* — отп. 1372, ×1.5; *3* — отп. 1174, ×3.

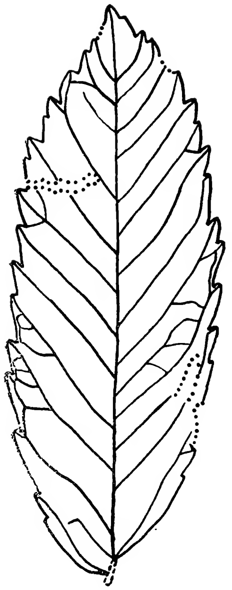


Рис. 5. *Sorbus danastrensis*, голотип, отп. 1218, ×3.

экземплярах даже превосходят размеры экземпляров из Бурсука, их листочки достигают 5—7 см дл.

Описываемый вид известен в сарматских флорах горы Повитруле в Закарпатье, а в Предкарпатье — в среднемиоценовых флорах Косова, Мышина и Рошнято.

Sorbus danastrensis Stephyrtza sp. nov.

(рис. 5; табл. II, *6—8*)

1968. *Sorbus sp.* Штефырца, Нов. дан. о фл. ран. сармата Молдавии, с. 52.

Диагноз. Листья сложные, листочки мелкие, продолговатые, с длиной, примерно в 3 раза превышающей ширину. Основание косое, клиновидное. Верхушка острая. Край неравномерно мелкозубчатый, зубчики тупые, направленные вверх. Вторичные жилки в числе около 12 пар, тонкие, краспедодромные, почти параллельные. Третичные жилки тонкие, сливающиеся с жилками следующего порядка, которые образуют мелкоячеистую сеть.

Голотип. Кол. 1, обр. 1218, н. сармат, Бурсук, хранится в КБС — рис. 5; табл. II, *6—8*.

Исследованные экземпляры: 1218.

Вид представлен одним хорошо сохранившимся листочком, имеющим 2.6 см дл., с наибольшей шириной 0.9 см около середины. Листочек продолговатый с острой верхушкой. Основание косое, клиновидное; одна сторона пластинки клиновидная, прикрепляется выше основания, другая — округлая. Черешок короткий, 0.2 см дл. Край неравномерно зубчатый, зубчики тупые, мелкие, по 6 на 1 см края, в нижней части попарносближенные, в верхней — сдвоенные, нижние начинаются на расстоянии 0.4—0.5 см выше основания, в нижней части листочка мелкие, выше крупнее, нижняя сторона их в 3—4 раза длиннее верхней, выше середины листочка зубчики более крупные, некоторые из них сдвоенные, треугольные, неравносторонние. Главная жилка тонкая. Вторичные жилки тоньше ее в несколько раз, частые, краспедодромные, параллельные, в числе около 12 пар, расстояние между ними 0.3 см, отходят от главной под углом 40—45°, они направляются в зубчики, отдавая по одной веточке в бухты. Вторичных жилок на 2 и 5 меньше числа зубчиков. Третичные жилки тонкие, сливающиеся с жилками следующего порядка, которые образуют мелкую паутиноячеистую сеть, заполняющую пространство между вторичными и третичными жилками. В зубчиках просматривается ряд мелких петель, идущих вдоль края.

Описываемый нами вид по размерам и форме листочков, по основанию, характеру жилкования и зубчиков наибольшее сходство обнаруживает с листочками современного североамериканского вида *S. scopulina* Greéne (Hough, 1924, fig. 280). В Гербарии БИНа этого вида нет, а близкий к нему *S. americana* Marsh. et Willd. отличается от *S. scopulina* и от ископаемого вида более острыми зубчиками (табл. II, *9*).

Современный *S. scopulina* распространен в Северной Америке от Ньюфаундленда до Нью-Йорка, а на западе — до Миннесоты. Произрастает по краям болот и берегам ручьев.

Автор приносит благодарность И. А. Ильинской за советы и помощь при оформлении данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Ильинская И. А. Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 5, с. 604—616. — *Ильинская И. А., Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Косова в Предкарпатье. — Палеонтол. сб. Льв. геол. о-ва, № 1, 1961, с. 137—148. — *Ми-*

цул Е. З. Сравнительный анализ результатов изучения ископаемой флоры Молдавии различными палеоботаническими методами. — В кн.: Фаунистические комплексы и флоры кайнозоя Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1977, с. 93—114. — *Негру А. Г.* Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. 170 с. — *Негру А. Г.* Новые данные о раннесарматской флоре с. Бурсук в Молдавии. — Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук, 1980, № 5, с. 86. — *Пименова Н. В.* Сарматская флора Амвросиевки. — Тр. Ин-та геол. наук. Киев, 1954, вып. 8. 97 с. — *Сааков С. Г.*, *Фишер О. А.* Род *Rosa* L. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 616—690. — *Челидзе Л. Т.* Флора туфогенных отложений Вале. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 105 с. — *Шварьова Н. Я.* Верхньотортонська флора с. Вербівця у Прикарпатті. — Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 3, с. 93—103. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора окрестностей с. Рошняте в Предкарпатском прогибе. — Тр. Укр. НИГРИ, 1963, вып. 6, с. 85—101. — *Шварьова Н. Я.* Доповнення до міоценової флори Мишина у Прикарпатті. — Укр. бот. журн., 1977, т. 34, № 1, с. 99—101. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. — *Штефырца А. Г.* Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии. — В кн.: Материалы научн. конф. по итогам исслед. работы за 1967 г. (секция физиологии человека и животных, зоологии и ботаники). Кишинев: Молдреклама, 1968, с. 50—53. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974. 154 с. — *Штефырца А. Г.* Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука: Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 366—367. — *Штефырца А. Г.* Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии. — В кн.: Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1980, с. 100—102. — *Штефырца А. Г.* Представители родов *Pyracantha*, *Pistacia*, *Berchemia* и *Paliurus* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 9, с. 1221—1227. — *Штефырца А. Г.* *Celtis begonioides* Goepp. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982б, с. 21. — *Штефырца А. Г.* Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 677—681. — *Якубовская Т. А.* Сарматская флора Молдавской ССР. — В кн.: Флора и систематика высших растений. Сер. 1, 1955, вып. 11. 108 с. — *Becker H.* The fossil record of the genus *Rosa*. — Bul. Tor. Bot. Club, 1963, vol. 90, N 2, p. 99—110. — *Hough R. B.* Handbook of the trees of the Northern States and Canada east of the Rocky Mountains. New York: Lowville, 1924. 470 p. — *Kircheimer F.* *Rosaceae*. Fossilium Catalogus. II Plantae, pars 25. Neubrandenburg: Jongmans, 1942, S. 165—171. — *Schneider C. K.* Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena: Fischer, 1906, Bd 1. 810 S.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 20 XII 1985.

УДК 582.29 (571.651)

Бот. журн., т. 72, № 4

И. И. Макарова, А. Е. Катенин

ЛИШАЙНИКИ РАВНИННОГО ЮГО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

I. I. MAKAROVA, A. E. KATENIN. LICHENS OF THE PLAIN SOUTH-WEST COAST OF THE CHUKOTKA PENINSULA

Приводится список лишайников (114 видов), собранных при геоботанических исследованиях в приморской части равнины на восточном берегу залива Креста. Список анализируется по принадлежности видов к различным жизненным формам, приуроченности их к субстратам, ландшафтным выделам и наиболее распространенным в районе растительным сообществам.

Лишайники собраны сотрудником лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института АН СССР А. Е. Катениным и студентом Ленинградского университета М. П. Андреевым в 1972 г. в окрестностях поселка Конергино. Коллекция определена сотрудником лаборатории микологии и лихенологии Ботанического института АН СССР И. И. Макаровой. Определения видов рода *Stereocaulon* проверены А. В. Домбровской, за что авторы приносят ей искреннюю благодарность.

Район работы площадью около 30 км² и его растительность подробно охарактеризованы ранее (Катенин, 1984). Это участок всхолмленной равнины, сложенной морскими и ледниковыми песчано-галечными и суглинистыми отложениями. Холмы в среднем около 40 м высотой обрываются к морю крутыми эродированными и сильно заснеженными склонами. Склоны холмов в озерные котловины тоже подвержены эрозии в местах вытаивания линз льда. На обследованном участке расположены 2 крупных болотных массива и множество мелких.

Во флоре сосудистых растений преобладают арктоальпийские виды (47 %), арктобореальные виды составляют 14 % флоры.

Растительность района характеризуется почти полным отсутствием кустарниковых сообществ, широким распространением кустарничковых тундр и разреженных сообществ подушковидных трав на легких субстратах, нивальных сообществ в дренированных понижениях и серийных сообществ на эродированных склонах. Такой характер флоры и растительности объясняется неравномерным распределением снега, приводящим к разделению экотопов на две контрастные группы — малоснежных и нивальных местообитаний. Арктоальпийские виды приурочены, как правило, к этим типам местообитаний, а для более высоких бореальных и гипоарктических растений, которые могли бы здесь произрастать в соответствии с широтой местности и системой зональности в соседних частях Чукотки, в районе практически нет подходящих местообитаний.

Исследованная территория в соответствии с характером растительности отнесена (Катенин, 1984) к приморскому аналогу северного варианта северных гипоарктических тундр, по терминологии Б. А. Юрцева (1973).

Для анализа распространения лишайников в пределах района мы подразделили его на следующие ландшафтные выделы: суглинистые холмы, песчаные холмы, болота и эродированные склоны.

Суглинистые холмы со слабодренированными плато, иногда с заболоченными понижениями на них и пологими склонами занимают 40 % площади. Здесь развиты кочкарные пушицевые, ивово-осоковые зеленомошные (*Salix fuscescens*, *Carex stans*)[1] и осоково-березковые фитоценозы и комплексы с их участием.

К ландшафтному выделу песчаные холмы (15 % площади) отнесено несколько крупных холмов, расположенных у берега моря, изолированные останцы морской террасы и выходы легких грунтов на плато суглинистых холмов. На них развиты разреженные травяные группировки, кустарничковые (диапензиевые, ивковые, дриадовые, шикшевые и кассиопеевые) сообщества, разнотравные луговинные, разнотравно-осоковые заболоченные и разнотравно-моховые нивальные сообщества.

К выделу болота (35 % площади) отнесены 2 болотных массива и заболоченные долины ручьев с болотными полигонами, низкими торфяными буграми и однородными топяными участками. Здесь преобладают кустарничково-осоково-сфагновые сообщества, а также пушицевые и осоковые гигрофитные фитоценозы.

К выделу эродированные склоны (10 % площади) отнесены приморские склоны высоких холмов со слабо сомкнутой хионофильной растительностью и менее заснеженные склоны к озерам с разными стадиями восстановления растительного покрова — от злаковых и зеленомошных пионерных группировок до разнотравно-дриадовых фитоценозов, близких к коренным.

В результате обработки коллекции составлен список лишайников, насчитывающий 115 таксонов, относящихся к 21 семейству и 44 родам (табл. 1).[2] Два лишайника определены до рода и внесены в список. Один из них, растущий на веточках березки, близок к *Cetraria nigricascens* по размеру слоевища, спор и высоте гимения, но отличается цветом и характером слоевища и отсутствием норрангифериновой и рангифериновой кислот (по данным анализа тонкослойной хроматографии И. А. Шапиро). По цвету и характеру слоевища этот образец близок к *C. subalpina*.

Виды распределяются по семействам следующим образом: *Cladoniaceae* — 26 видов, *Parmeliaceae* — 22, *Peltigeraceae* — 11, *Pertusariaceae* — 10, *Stereocaulaceae*, *Lecideaceae* — по 8, *Usneaceae* — 6, *Physciaceae* — 3. Семь семейств представлены двумя видами и шесть — одним.

Наибольшее число видов относится к роду *Cladonia* — 23, далее роды идут в следующем порядке: *Cetraria* — 14, *Peltigera* — 9, *Stereocaulon* — 7, *Ochro-*

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по работе Юрцева и др. (1979).

[2] Виды в таблице расположены по системе J. Poelt (1973).

lechia — 5, *Pertusaria* — 4, *Cladina* и *Parmelia* — 3. Десять родов представлены двумя видами и 26 — одним.

В результате находки в районе более 20 редких видов лишайников (*Sticta arctica*, *Parmeliella lepidiota*, *Stereocaulon groenlandicum*, *Peltigera venosa* и др.) изменилось представление об их распространении на Чукотке. Например, восточноазиатско-американский лишайник *Cetrelia alaskana*, редкий на всем Чукотском п-ове, здесь встречается довольно часто.

Лишайники района отнесены к следующим географическим элементам: арктическому — 7 видов (6 %), арктоальпийскому — 48 (42 %), бореальному — 32 (28 %), гипоарктомонтанному — 19 (17 %), мультизональному — 4 (4 %), ксероконтинентальному — 3 (3 %).

На основании системы жизненных форм лишайников А. Н. Окснера (1974) мы выделили следующие группы жизненных форм: накипные (сокращенное обозначение — Н); кустистые, подразделенные на радиально-кустистые (РК), уплощенно-кустистые (УК) и нитевидно-кустистые (НК); листоватые, подразделенные на широколопастные (ШЛ) и рассеченно-лопастные (РЛ); шиловидные, подразделенные на радиальные (Р) и слоевищно-радиальные (СР) с сохраняющимися первичными слоевищами.

По приуроченности к различным субстратам мы выделили следующие группы: лишайники, растущие на камнях, — эпилиты (Э), на коре (К), на открытой минеральной и торфяной почве (П), на растительных остатках (РО), на поверхности дернины (НД) и в лишайниковомоховой дернине (Д). Для видов, растущих на нескольких субстратах, в табл. 1 после названия помещено несколько соответствующих сокращений.

Из встреченных в районе лишайников к накипным относятся 25 видов (22 %), к листоватым — 29 (26 %), в том числе к широколопастным — 20 (18 %) и к рассеченно-лопастным — 9 (8 %); к кустистым — 35 (30 %), в том числе к радиально-кустистым — 15 (13 %), к уплощенно-кустистым — 14 (12 %), к нитевидно-кустистым — 6 (5 %); к шиловидным — 25 (22 %), в том числе к радиальным — 4 (3 %) и к слоевищно-радиальным — 21 (19 %).

На почве растут 42 вида (37 %), в дернине — 27 (24 %), на моховой дернине — 26 (23 %), на растительных остатках — 24 (21 %), на камнях — 11 (10 %), на коре — 2 (2 %), свободно живущий (св) вид — один.

Лишайники в районе встречены в 83 % описаний; нет их главным образом в болотных сообществах. Для общей характеристики лихенофлоры выделены 10 видов, наиболее часто встречающихся в геоботанических описаниях (всего 533 описания). Первые 10 видов в табл. 2 характеризуют весь район, они приведены в порядке убывания встречаемости, причем римскими цифрами обозначен порядковый номер вида в списке, арабскими — процент встречаемости, определенный по отношению числа описаний, в которых вид встречен, к общему числу описаний в районе. Большинство (7) из этих десяти видов относится к кустистым лишайникам, в том числе 5 — к радиально-кустистым, 2 — к радиальным и один — к листоватым. Восемь из этих 10 видов растут в дернине, 2 — на поверхности дернины и 2 вида, кроме того, могут расти на открытой почве.

Во всех ландшафтных выделах встречаются 32 вида — 28 % всей лихенофлоры района. Крупные ландшафтные выделы различаются числом встреченных в них видов, а также систематическим и биоморфным составом их парциальных лихенофлор (см. табл. 1). Наибольшее число видов (89) встречено на песчаных холмах, что составляет 80 % всей лихенофлоры района. Второе место по богатству занимают эродированные склоны (53 %), третье — суглинистые холмы (48 %), четвертое — болота (46 %).

По специфичности флоры первое место тоже занимают песчаные холмы — 38 % видов этого выдела больше нигде в районе не встречены. На втором месте — эродированные склоны, где такие виды составляют 27 %, на суглинистых холмах таких видов 9 %, на болотах — 8 %.

Список наиболее распространенных на суглинистых холмах видов очень близок к списку всего района, а максимально своеобразен список таких видов эродированных склонов (см. табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость лишайников (%) в различных ландшафтных выделах

Вид	Жизненная форма	Субстрат	Ландшафтные выделы (число описаний)			
			суглинистые холмы (86)	песчаные холмы (210)	болота (191)	эродированные склоны (40)
Sphaerophoraceae						
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.	РК	Д	53	78	18	23
Placynthiaceae						
Psoroma hypnorum (Vahl) S. Gray	Н	РО	—	3	—	2.5
Peltigeraceae						
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	ШЛ	НД	37	34	4	58
P. canina (L.) Willd.	ШЛ	НД	22	8	3	43
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.	ШЛ	НД	—	—	—	8
P. malacea (Ach.) Funck	ШЛ	НД	—	4	—	13
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	ШЛ	НД	28	4	3	13
P. rufescens (Weis) Humb.	ШЛ	НД	—	—	—	15
var. *praetextata* (Flk.) Nyl.	ШЛ	НД	—	—	—	13
P. scabrosa Th. Fr.	ШЛ	НД	55	27	6	48
P. spuria (Ach.) DC.	ШЛ	НД	—	0.5	—	13
P. venosa (L.) Baumg.	ШЛ	П	—	—	—	2.5
Solorina crocea (L.) Ach.	ШЛ	П	—	5	—	—
S. saccata (L.) Ach.	ШЛ	П	—	—	—	2.5
Nephromataceae						
Nephroma arcticum (L.) Torss.	ШЛ	НД	12	7	0.5	5
N. expallidum (Nyl.) Nyl.	ШЛ	НД	3	74	—	38
Lobariaceae						
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	ШЛ	НД	16	21	0.5	58
Sticta arctica Degel.	ШЛ	НД	—	—	—	2.5
Collemataceae						
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.	ШЛ	П	—	0.5	—	5
Collema sp.	ШЛ	П	—	—	—	2.5
Pannariaceae						
Parmeliella lepidiota (Sommerf.) Vain.	РЛ	РО	—	—	0.5	—
Lecideaceae						
Bacidia bagliettoana (Massal. et D. Not.) Jatta	Н	РО	—	—	—	2.5
B. sphaeroides (Dicks.) Zahlbr.	Н	РО	—	—	—	2.5
Lecidea limosa Ach.	П	П	—	0.5	—	—
Lopadium coralloideum (Nyl.) Lynge	П	РО	—	0.5	—	—
L. pezizoideum (Ach.) Koerb.	Н	РО	—	0.5	—	—
Mycoblastus affinis (Schaer.) Schauer.	Н	РО	—	0.5	—	—
M. sanguinarius (L.) Norm.	Н	РО	—	0.5	0.5	—
Rhizocarpon geographicum (L.) DC.	Н	Э	—	0.5	—	—
Lecanoraceae						
Lecanora epibryon Ach.	Н	РО	—	—	—	2.5
Hypogymniaceae						
Hypogymnia subobscura (Vain.) Poelt	РЛ	П, НД	37	50	7	10
H. vittata (Ach.) Gas.	РЛ	НД	1	—	—	—
Parmeliaceae						
Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb. et C. Culb.	ШЛ	НД	44	54	21	10
Cetraria andrejevii Oxn.	УК	Д, П	2	7	1	—
C. cucullata (Bellardi) Ach.	УК	Д	81	69	35	38
C. delisei (Bory ex Schaer.) Nyl.	УК	Д, П	9	21	9	—
C. fastigiata (Del. ex Nyl.) Kärnef.	УК	Д	6	8	2	—
C. hepatizon (Ach.) Vain.	РЛ	Э	—	2	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Жизненная форма	Субстрат	Ландшафтные выделы (число описаний)			
			суглинистые холмы (86)	песчаные холмы (210)	болота (191)	эродированные склоны (40)
Cetraria inermis (Nyl.) Krog	УК	Д	3	16	0.5	2.5
C. islandica (L.) Ach.	УК	Д	65	62	24	38
C. kamczatica Savicz	УК	Д, П	2	7	0.5	—
C. laevigata Rassad.	УК	Д	17	45	14	25
C. nigricans (Retz.) Nyl.	УК	П, НД	—	3	—	—
C. nigricascens (Nyl. in Kihlm.) Elenk.	УК	П	—	0.5	—	—
C. nivalis (L.) Ach.	УК	П	22	19	6	2.5
C. sepincola (Ehrh.) Ach.	УК	К	—	—	1	—
Cetraria sp.	УК	К	1	—	—	—
Cetrelia alaskana (C. Culb. et W. Culb.) W. Culb. et C. Culb.	ШЛ	НД	3	10	0.5	—
Masonhalea richardsonii (Hook.) Kärnef.	УК	Св	—	2	—	—
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	Р	Д	85	83	26	40
D. ramulosa (Hook.) Tuck.	Р	П	2	6	—	—
Parmelia omphalodes (L.) Ach.	РЛ	П	9	46	1	5
P. separata Th. Fr.	РЛ	Э	—	0.5	0.5	—
P. stygia (L.) Ach.	РЛ	Э	—	3	—	—
Usneaceae						
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	НК	НД	9	36	14	8
A. ochroleuca (Hoffm.) Massal.	НК	НД	16	36	16	8
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et Hawksw.	НК	НД	5	27	6	—
Pseudephebe minuscula (Nyl.) Brodo et Hawksw.	НК	Э	—	3	—	—
P. pubescens (L.) Choisy	НК	Э	—	4	—	—
Coelocaulon divergens (Ach.) R. H. Howe	НК	НД	22	47	15	5
Ramalinaceae						
Ramalina almquistii Vain.	РК	П	—	9	—	—
Stereocaulaceae						
Pilophorus robustus Th. Fr.	СР	Э	1	—	—	—
Stereocaulon alpinum Laur.	РК	Д	—	7	—	8
S. botryosum Ach. et Frey	СР	Э	—	0.5	—	—
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	РК	Д	—	1	0.5	5
S. groenlandicum (Dahl) Lamb	РК	П	—	1	—	—
S. paschale (L.) Hoffm.	РК	Д	—	2	—	—
S. rivulorum H. Magn.	РК	Д, П	1	2	—	2.5
S. vesuvianum Pers.	СР	Э	—	0.5	—	—
Cladoniaceae						
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	РК	Д	8	6	11	—
C. rangiferina (L.) Harm.	РК	Д	59	29	23	2.5
C. stellaris (Opiz) Brodo	РК	Д	1	—	—	—
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.	РК	Д	69	34	32	13
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	СР	П	6	3	5	2.5
C. cariosa (Ach.) Spreng.	СР	П	—	—	—	5
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.	СР	П	—	—	—	2.5
C. coccifera (L.) Willd.	СР	П	3	1	0.5	—
C. coniocraea (Flk.) Spreng.	СР	П	—	0.5	—	—
C. crispata (Ach.) Flot.	СР	П	6	7	2	—
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	СР	П	2	2	1	5
C. deformis (L.) Hoffm.	СР	П	7	3	4	8
C. furcata (Huds.) Schrad.	СР	Д, П	17	5	5	5
C. gonecha (Ach.) Asah.	СР	П	1	—	—	—
C. gracilis (L.) Willd.	СР	П	—	0.5	—	—
C. hookeri Tuck.	СР	П	—	—	0.5	—
C. lepidota Nyl.	СР	П	2	0.5	—	8
C. macroceras (Flk.) Ahti	Р	Д	94	41	37	38
C. nipponica Asah.	РК	П, Д	—	—	0.5	—
C. norrlinii Vain.	СР	П	—	—	—	8

Вид	Жизненная форма	Субстрат	Ландшафтные выделы (число описаний)			
			суглинистые холмы (86)	песчаные холмы (210)	болота (191)	эродированные склоны (40)
Cladonia pleurota (Flk.) Nyl.	СР	П	—	0.5	0.5	—
C. pyxidata (L.) Hoffm.	СР	П	—	0.5	—	5
C. squamosa (Scop.) Hoffm.	СР	П	1		0.5	2.5
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	СР	Д, П	5	2	2	5
C. subulata (L.) Wigg.	РК	П	1	0.5	0.5	2.5
C. uncialis (L.) Web.	РК	Д, П	57	52	21	23
Baeomycetaceae						
Baeomyces carneus (Retz.) Flk.	Н	П	—	—	—	2.5
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.	Н	РО	1	—	—	—
Siphulaceae						
Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr.	Р	П	7	11	24	10
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	Р	НД	88	85	43	38
var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer. emend. W. Culb.	Р	НД	5	21	6	—
Umbilicariaceae						
Umbilicaria hyperborea (Ach.) Hoffm.	ШЛ	Э	—	2	—	—
Pertusariaceae						
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge	Н	РО	18	18	5	10
O. gonatodes (Ach.) Räs.	Н	РО	—	2	—	—
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.	Н	РО	3	2	2	—
O. tartarea (L.) Massal.	Н	Э	—	1	—	—
O upsaliensis (L.) Massal.	Н	РО	—	0.5	—	—
Pertusaria coriacea Th. Fr.	Н	РО	—	0.5	—	—
P. dactylina (Ach.) Nyl.	Н	П, РО	—	1	—	—
P. oculata (Dicks.) Th. Fr.	Н	РО	—	0.5	—	÷
P. panyrga (Ach.) Massal.	Н	РО	1	1	0.5	—
Varicellaria rhodocarpa (Koerb.) Th. Fr.	Н	РО	—	0.5	—	—
Teloschistaceae						
Caloplaca saxifragarum Poelt	Н	РО	—	0.5	—	—
C. stillicidiorum (Vahl) Lynge	Н	РО	—	—	—	2.5
Physciaceae						
Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg	РЛ	НД	—	0.5	—	—
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	РЛ	НД	—	—	—	2.5
Rinodina turfacea (Ach.) Koerb.	Н	РО	—	2	—	—

Лишайники отсутствуют в 1 % описаний, сделанных на суглинистых холмах, в 5 % — на песчаных холмах, в 38 % — на болотах и в 18 % — на эродированных склонах.

Парциальная флора эрозионных участков очень сильно отличается от всей флоры соотношением жизненных форм лишайников. Наибольшее число видов здесь относится к группе листоватых, а наименьшее — к группе кустистых лишайников. Максимально сходна с общей флорой по соотношению жизненных форм лишайников парциальная флора суглинистых холмов; в ней больший, чем в любом другом выделе, процент видов шиловидных лишайников. Во флоре песчаных холмов больший, чем во всей флоре и во флорах остальных выделов, процент видов накипных лишайников и наименьший — шиловидных. На болотах наибольшее количество видов лишайников относится к группе кустистых, наименьшее — к группе накипных.

По приуроченности видов лишайников к субстратам очень близка к общей флоре парциальная флора песчаных холмов. Максимально отличается в этом

ТАБЛИЦА 2

Список видов лишайников, наиболее часто встречающихся в районе и в ландшафтных выделах (место в списке, процент встречаемости)

Вид	Весь район	Суглинистые холмы	Песчаные холмы	Болота	Эродированные склоны
Thamnolia vermicularis	I, 67	II, 88	I, 85	I, 43	VI—X, 38
Dactylina arctica	II, 59	III, 85	II, 83	V, 26	V, 40
Cetraria cucullata	III, 56	IV, 81	IV, 69	III, 35	VI—X, 38
Cladonia macroceras	IV, 49	I, 94	—	II, 37	VI—X, 38
Sphaerophorus globosus	V, 48	X, 55	III, 79	—	—
Cetraria islandica	VI, 46	VI, 65	VI, 62	VI—VII, 24	VI—X, 38
Cladonia uncialis	VII, 39	VIII, 57	VIII, 52	IX—X, 21	—
C. amaurocraea	VIII, 38	V, 69	—	IV, 32	—
Asahinea chrysantha	IX, 37	—	VII, 54	IX—X, 21	—
Cladina rangiferina	X, 30	VII, 59	—	VIII, 23	—
Peltigera scabrosa	—	IX, 55	—	—	III, 48
Pertusaria sp. sp.	—	—	V, 65	—	—
Hypogymnia subobscura	—	—	IX, 50	—	—
Coelocaulon divergens	—	—	X, 47	—	—
Siphula ceratites	—	—	—	VI—VII, 24	—
Peltigera aphthosa	—	—	—	—	I—II, 58
Lobaria linita	—	—	—	—	I—II, 58
Peltigera canina	—	—	—	—	IV, 43
Nephroma expallidum	—	—	—	—	VI—X, 38

отношении от флоры всего района парциальная флора эродированных склонов, в составе которой нет эпилитов, эпифитов и свободно-живущего вида.

В список 10 наиболее часто встречающихся на суглинистых холмах видов (табл. 2) по сравнению с таким же списком для всего района вошел вид *Peltigera scabrosa* и не попал *Asahinea chrysantha*, на первое место вышел лишайник *Cladonia macroceras*, произрастающий в моховой дернине. К характерным для этого ландшафтного выдела видам относятся *Cladina stellaris*, *Cladonia gonecha*, *Icmadophila ericetorum*, *Pilophorus robustus*, *Hypogymnia vittata*. Только здесь найден эпифитный вид *Cetraria* sp. из родства *Cetraria nigricascens*.

В число 10 видов, наиболее часто встречающихся на песчаных холмах, по сравнению с таковыми для всего района вошли 3 новых вида — *Hypogymnia subobscura*, *Coelocaulon divergens*, *Pertusaria* sp. — виды малоснежных местообитаний, но в их числе нет *Cladonia macroceras*, *C. amaurocraea*, *Cladina rangiferina* — оксиломезофильных кустистых видов заснеженных местообитаний, участвующих в сложении дернины. Среди 34 видов, характерных для песчаных холмов, преобладают накипные и листоватые лишайники, приуроченные к камням и растительным остаткам.

Список 10 видов, наиболее часто встречающихся на болотах, очень близок к таковому для всего района. В их число только здесь вошел гигрофильный вид *Siphula ceratites*. Характерные виды этого ландшафтного выдела — *Cetraria sepincola*, *Cladonia nipponica*, *C. hookeri*, *Parmeliella lepidiota*. Во многих болотных сообществах лишайники представлены одним-двумя видами (*Thamnolia vermicularis*, *Cladonia macroceras*, *C. amaurocraea*) с очень небольшим обилием.

В число 10 видов, наиболее распространенных на эродированных склонах, вошли 5 отсутствующих в аналогичном списке всего района. Они относятся к листоватым формам, причем *Peltigera aphthosa*, *Lobaria linita* занимают в нем первое и второе места. Виды, не вошедшие в этот список, относятся преимущественно к кустистым формам, слагающим лишайниково-моховую дернину. Из 16 характерных видов этого выдела большинство относится к листоватым лишайникам, много также видов накипных и слоевищно-радиальных лишайников. Особенности лихенофлоры эродированных склонов объясняются тем, что здесь преобладают травяные пионерные сообщества, в которых еще не сформировалась лишайниково-моховая дернина, характерная для сложившихся тундровых сообществ.

ТАБЛИЦА 3

Роль лишайников в сложении основных растительных сообществ района

Сообщества	Число описаний в группе (процент описаний без лишайников)	Амплитуда покрытия лишайников, %	Число видов в одном описании (среднее)	Общее число видов в описаниях группы
Кочкарные пушицевые тундры	46	15—60	8—21 (16)	40
Осоковые эвтрофные заболоченные сообщества	15	+—30	3—12 (7)	28
Кустарничковые дриадовые тундры	55	+—60	1—17 (7)	27
Кустарничковые диапензиевые тундры	69	30—80	4—21 (10)	40
Пушицево-осоковые болота	250 (29)	0—15	0—8 (2)	12
Сфагновые болота	93 (29)	0—30	0—13 (4)	24
Ивовые кустарники	25 (8)	0—30	0—15 (7)	28
Лишайниковые сообщества	42	60—100	2—24 (12)	52

Примечание. Знак «плюс» означает покрытие меньше 5 %.

Мы сравнили распространение лишайников в растительных сообществах района, характерных для разных типов местообитаний, — в пушицево-осоковых и осоково-кустарничково-сфагновых болотных, кочкарных пушицевых плакорных сообществах, кустарничковых диапензиевых и дриадовых тундрах на легких грунтах, а также в осоковых (*Carex lugens*) эвтрофных заболоченных сообществах и угнетенных ивняках (*Salix pulchra*). Рассмотрены также немногочисленные в районе фитоценозы с господством лишайников (табл. 3).

Наибольшее суммарное число видов и наибольшие средние числа видов лишайников в одном описании характерны для лишайниковых, кочкарных пушицевых и диапензиевых сообществ. Эти показатели в дриадовых, ивовых и эвтрофных осоковых сообществах немного меньше. Наименьшие они у осоковых и сфагновых болотных сообществ. Для осоковых болотных сообществ характерны наименьшее покрытие лишайников и отсутствие их в трети описаний этой группы. В трети описаний сфагновых сообществ тоже нет лишайников, но их покрытие в некоторых фитоценозах достигает 30 %. Довольно велико и постоянно покрытие лишайников в сообществах лишайниковых тундр, пушицы влагалищной и диапензии. В дриадовых сообществах покрытие лишайников колеблется от 0 до 60 %.

Наиболее богатый набор жизненных форм лишайников наблюдается в дриадовых тундрах, менее богатый — в диапензиевых, ивовых и эвтрофных осоковых сообществах. Наименее разнообразен он в кочкарных пушичниках, сфагновых и осоковых болотах.

Во всех сообществах преобладают по числу видов кустистые лишайники, причем в болотных фитоценозах — это виды рода *Cladonia*, в кочкарных пушичниках — рода *Cetraria*, а в дриадовых и диапензиевых тундрах — виды из родов *Alectoria*, *Coelocaulon*.

Наибольшее разнообразие экологических групп лишайников характерно для кустарничковых и эвтрофных осоковых сообществ, а наименьшее — для болотных осочников.

Лишайниковые сообщества в районе встречаются редко — на их долю приходится только 44 описания из 533, что составляет 8 % всех описаний. Лишайниковые сообщества большей частью входят в состав комплексов в виде фрагментов фитоценозов. Эти сообщества в соответствии с жизненными формами доминирующих видов объединены нами в кустисто-лишайниковую, мелкослоевищно-лишайниковую и накипно-лишайниковую группы, подразделенные далее на формации.

Фитоценозы формации *Cladina rangiferina* (3 описания) и *Cetraria cucullata* (5 описаний) описаны на болотах. Сообщества нитевидно-кустистых лишайников (5 описаний) описаны главным образом на песчаных холмах и реже — на болотах. Наиболее часто в них господствуют *Coelocaulon divergens* и согосподствуют

Bryoria nitidula и *Alectoria nigricans*. Сообщества *Cetraria islandica* (7 описаний) приурочены главным образом к болотам, реже — к песчаным холмам, а *Cetraria delisei* (4 описания) чаще встречаются на песчаных холмах и реже — на болотах. Фитоценозы с доминированием рассеченно-лопастных лишайников *Hypogymnia subobscura*, *Parmelia omphalodes* и *P. stygia* (5 описаний) встречаются на песчаных холмах и на болотах. В фитоценозах накипных лишайников на песчаных холмах наиболее часто господствуют виды рода *Pertusaria* (8 описаний), а на болотах — виды рода *Ochrolechia* (6 описаний). В одном сообществе на эродированном склоне почти 100 % площади покрыто первичными слоевищами лишайников.

Относительное богатство флоры лишайников южного равнинного берега Чукотского п-ова (114 видов) объясняется большим разнообразием типов местообитания, многие из которых благоприятны для поселения лишайников, и находками некоторых редких на Чукотке видов. Среди лишайников, так же как среди сосудистых растений, преобладают арктоальпийские виды. Однако среди лишайников значительно больше, чем среди сосудистых, бореальных видов. Эта лихенофлора характеризуется большим количеством видов кустистых и листоватых лишайников, растущих на почве и в моховой дернине. Особенно мало здесь эпилитов и эпифитов, что объясняется равнинностью района и почти полным отсутствием кустарниковых сообществ.

Наибольшее общее число видов (89, т. е. 80 % всей флоры) и наибольшее число нигде более не встреченных видов (34) характерны для ландшафтного выдела песчаных холмов. Наиболее бедная и наименее своеобразная — флора лишайников болотных массивов. Во флоре лишайников эродированных склонов очень много листоватых видов и мало кустистых, слагающих лишайниково-моховую дернину.

В районе относительно много фитоценозов (17 % описаний), совершенно лишенных лишайников. Наибольшее участие в сложении растительности лишайники принимают в лишайниковых, диапензиевых и кочкарных пушицевых сообществах. Лишайниковые сообщества встречаются очень редко. В них наиболее часто доминируют накипные и рассеченно-лопастные листоватые лишайники и кустистые из рода *Cetraria*.

Широко распространенные в районе лишайники и доминанты лишайниковых сообществ не относятся к числу ценных кормовых видов. Участие лишайников в сложении растительного покрова малое. Прибрежная полоса приморской равнины на юго-западной части Чукотского п-ова бедна лишайниковыми кормами.

ЛИТЕРАТУРА

Катенин А. Е. Растительность восточного берега залива Креста (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 316—324. — *Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л.: Наука, 1974. 284 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 7, с. 945—964. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, сообщ. 1, вып. 5, с. 111—122; сообщ. 2, вып. 6, с. 74—83. — *Poelt J.* Classification. — In: The Lichens. N. Y.; London, 1973, p. 599—632.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 III 1986.

УДК 582.26 : 54—43

Ю. Б. Околодков

ФИТОПЛАНКТОННЫЕ ИНДИКАТОРЫ ТИХООКЕАНСКОГО ТЕЧЕНИЯ В ЧУКОТСКОМ МОРЕ

YU. B. OKOLODKOV. PHYTOPLANKTON INDICATORS OF THE PACIFIC CURRENT IN THE CHUKOTKA SEA

Пополнен список фитопланктонных видов-индикаторов Тихоокеанского течения, выявлены их межгодовые и многолетние изменения.

Составление каталогов биологических индикаторов — одна из важнейших задач современной гидробиологии (Горбунов, 1934). Из всех групп биологических индикаторов течений в Чукотском море наиболее ярко проявляют себя планктонные индикаторы тихоокеанских вод (Богоров, 1945). Тихоокеанское течение, наряду с Чукотским, наиболее «постоянное», хотя в строгом смысле в Чукотском море нет постоянных течений. Верхние горизонты Тихоокеанского течения заняты аляскинской прибрежной водной массой, которая лучше других выделяется по гидрологическим (температура, соленость) и гидрохимическим показателям. Характерным признаком этой водной массы являются пониженные концентрации биогенных элементов при высоком содержании кислорода (Рыжов и др., 1984). Указанные отличия, а также мощный вынос тихоокеанских вод в Чукотское море обусловливают заметные колебания видового состава планктона. Ценность организмов планктона в качестве индикаторов течений и водных масс заключается в том, что состав планктона более консервативен по сравнению с гидрологическими характеристиками (Беклемишев, 1961).

Сведения о фитопланктонных индикаторах течений в Чукотском море содержатся лишь в работах И. А. Киселева (1937) и В. М. Рыжова с соавторами (1984).

Материалом для данной статьи послужили сезонные сборы фитопланктона, проведенные автором в 1980, 1983—1985 гг. Наиболее длительный полевой сезон охватывал период с августа до ноября. Обработано 388 проб со 163 станций. Планктон ловили сетью из сита № 70 (158 проб) и батометрами (230 проб) с последующим процеживанием 1 л пробы через сито № 70 и фильтр с порами 2.5 мкм.

Знание географической характеристики (типа ареала) того или иного вида повышает надежность его использования в качестве индикатора. Надежными показателями Тихоокеанского течения являются тропические и тропическо-бореальные виды (и те, и другие рассматриваются нами как аллохтонные для Чукотского моря). Они проникают в Чукотское море в августе—сентябре, что связано с сезонными изменениями гидрологических характеристик Тихоокеанского течения. В районе Берингова пролива с апреля до октября наблюдается повышение температуры воды, причем в августе—сентябре суммарное теплосодержание продолжает расти (Коучмен и др., 1979).

Северная граница распространения тропических видов обычно расположена около 40—50° с. ш. (Семина, 1974). В южных районах Чукотского моря нами обнаружены отдельные, преимущественно разрушенные клетки тропических видов. Тропическо-бореальные виды в Северном полушарии обычно находят южнее Северного полярного круга (Семина, 1974). В наших сборах они представлены колониями клеток; некоторые из них находились в процессе деления. По-видимому, Чукотское море является стерильной областью выселения для тропических видов и нестерильной областью выселения для тропическо-бореальных.

Наиболее надежными индикаторами Тихоокеанского течения в Чукотском море являются тропическо-бореальные и тропические диатомовые: *Actinocyclus subtilis* (Greg.) Ralfs, *Asterionella glacialis* Castr., *Bellerochea malleus* (Bright.) V. H., *Chaetoceros affinis* Laud., *C. constrictus* Gran, *C. danicus* Cl., *C. didymus* Ehr., *Corethron pelagicum* Brun, *Coscinodiscus concinnus* W. Sm., *Ditylum brightwellii*

(West) Grun., *Thalassiosira oestrupii* (Ostf.) Hasle, *T. pacifica* Gran et Angst. Из динофитовых водорослей выделение показателей Тихоокеанского течения затруднительно по причине их редкой встречаемости. Приводим перечень видов, обнаруженных только в тихоокеанских водах: *Ceratium fusus* (Ehr.) Duj., *C. pentagonum* Gour., *Gyrodinium nasutum* (Wulff) Schill., *G. spirale* (Bergh) Kof. et Sw., *Heterocapsa triquetra* (Ehr.) Stein, *Protoperidinium conicoides* (Pauls.) Balech, *P. denticulatum* (Gran et Braar.) Balech, *P. excentricum* (Pauls.) Balech, *P. granii* (Ostf.) Balech, *P. leonis* (Pav.) Balech, *P. subinerme* (Pauls.) Loeblich, *P. thorianum* (Pauls.) Balech, *Dissodinium pseudolunula* Swift ex Elbrächter et Drebes (вторичные цисты — планктонная стадия). Из водорослей других отделов исключительно в водах Тихоокеанского течения встречены *Distephanus octonarius* (Ehr.) Defl., *D. speculum* Häck., *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerh.

Из числа указанных видов для Чукотского моря другими авторами упомянуты *Asterionella glacialis*, *Bellerochea malleus*, *Chaetoceros constrictus*, *C. danicus*, *C. didymus*, *C. radicans*, *Ditylum brightwellii*, *Thalassiosira oestrupii*, *Ceratium fusus*, *C. pentagonum*, *Protoperidinium excentricum* (Киселев, 1937; Рыжов и др., 1984).

К показателям тихоокеанских вод в Чукотском море следует отнести *Chaetoceros convolutus* Castr. f. *trisetosa* Brunel — редкую форму, обнаруженную нами только в Беринговом проливе. Ранее эта форма встречалась лишь у побережья о. Ньюфаундленд и в Гудзоновом заливе и, по-видимому, является показателем атлантических вод в Арктическом бассейне (Brunel, 1962).

В 1983—1985 гг. в Чукотском море нами обнаружено 16 тропических и тропическо-бореальных видов, из них в 1983 г. — 9 (11.1 % от общего видового состава, выявленного в этот год), 1984 г. — 4 (6.4 %), 1985 г. — 6 (6.4 %). Наибольшая доля аллохтонных видов в 1983 г., вероятно, связана с тем, что этот год для северной Пацифики был одним из самых теплых за период 1957—1984 гг.: в августе температура воды на поверхности у 55° с. ш. достигала 11.45 °С (Бирман, Балашова, 1986). В 1983 г. северная граница распространения аллохтонных видов прослеживалась до 69°54′ с. ш.; у мыса Лисберн доминировал тропическо-бореальный *Chaetoceros affinis*, в качестве субдоминирующих и сопутствующих видов отмечены тропическо-бореальные *Bellerochea malleus*, *Chaetoceros constrictus*, *C. didymus*, *Ditylum brightwellii*. Кроме того, *C. affinis* также встречался в южной части моря в сентябре 1980 г. По данным Киселева (1937), отдельные клетки или колонии некоторых тропическо-бореальных видов найдены в 1932—1933 гг. не севернее 67°37′ с. ш. В целом за период 1983—1985 гг. в Чукотском море обнаружено в 1.4 раза больше тропическо-бореальных видов, чем в 1932—1935 гг. (Phifer, 1934; Ширшов, 1936, 1937; Киселев, 1937).

Приведенные факты можно расценивать как свидетельство более выраженного потепления восточного сектора советской Арктики в 80-х годах, по сравнению с 30-ми. Возможно, это связано с активизацией Тихоокеанского течения.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев К. В. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции. Границы ареалов океанических планктонных животных в северной части Тихого океана. — Океанология, 1961, т. 1, вып. 6, с. 1059—1072. — *Бирман Б. А.*, *Балашова Е. В.* Структура и изменчивость современного климата. Температура воды у поверхности океана. 1957—1983 гг. Обнинск, 1986. 196 с. — *Богоров В. Г.* Роль биологических индикаторов в познании гидрологического режима моря. Докл. юбил. сессии Аркт. науч.-иссл. ин-та. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1945. 15 с. — *Горбунов Г.* Биологические индикаторы и их значение в исследовании Арктики. — Arctica, 1934, № 2, с. 113—125. — *Киселев И. А.* Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова и южной части Чукотского морей. — В кн.: Исследования морей СССР. Вып. 25. Л.; М.: Гидрометеоиздат, 1937, с. 217—245. — *Коучмен Л. К.*, *Огорд К.*, *Трипп Р. Б.* Берингов пролив. Региональная физическая океанография / Пер. с англ. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. 199 с. — *Рыжов В. М.*, *Русанов В. П.*, *Латышев В. С.* Химико-биологическая индикация водных масс Чукотского моря. — Тр. ААНИИ, 1984, т. 368, с. 26—40. — *Семина Г. И.* Фитопланктон Тихого океана. М.: Наука, 1974. 239 с. — *Ширшов П. П.* Планктон как индикатор ледового режима моря. — В кн.: Научные работы экспедиции на ледоколе «Красин» в 1935 году. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1936, с. 59—73. — *Ширшов П. П.* Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом. — В кн.: Биологические индикаторы гидрологического и ледового режима полярных морей СССР. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1937, с. 47—111. — *Brunel J.* Le phytoplancton de la baie des Chaleurs. Montréal: Les Presses de l'Université de Montréal, 1962. 365 p. — *Phifer L. D.* The occurrence and distribution of plankton diatoms in Bering Sea and Strait, July 26—August 24, 1934. Rep. ocean. cruise U. S. coast guard cutter «Chelan», 1934. 43 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 V 1986.

УДК 582.341 : 502.72 (47)

Бот. журн., т. 72, № 4

М. Ф. Бойко

О СФАГНОВЫХ МХАХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

M. F. BOYKO. ON SPHAGNUM MOSSES OF THE STEPPE ZONE IN THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Сообщается о новых местонахождениях сфагновых мхов в пределах степной зоны европейской части СССР. Обосновывается положение о том, что сфагновые мхи произрастают в пределах нынешней степной зоны по крайней мере с миоцена. Утверждения, что они проникли в степную зону только во время ледникового периода или в послеледниковую эпоху, или только в современную, недостаточно обоснованы.

Растения, обитающие в не свойственных для них зонах, всегда привлекают к себе повышенный интерес ботаников, поскольку они дают богатый материал для выяснения вопросов происхождения и путей формирования флоры и растительности. В степной зоне и в прилежащих районах лесостепной таковыми являются бореальные виды, в особенности сфагновые мхи, входящие в состав сфагновых болотец, изредка встречающихся на песчаных (надлуговых, боровых) террасах рек Южный Буг, Днепр, Северский Донец и их притоков в европейской части СССР, р. Боровой в Казахстане и других (Литвинов, 1890; Сукачев, 1903а, б, 1973; Клоков, 1916; Зеров, 1924, 1928, 1946, 1964; Гаель, 1929; Лавренко, 1936, 1940, 1973; Бойко, 1974; Жаркова, 1974, и др.). Отмечены сфагновые мхи также и вне песчаных террас рек, речных долин, на водоразделах: в Черном лесу в окрестностях г. Знаменка Кировоградской обл., по дну балки Чернолески (Доктуровский, 1907; Сапегин, 1910; Пачоский, 1915; Вірченко, 1985); на Зоринских болотах в окрестностях г. Обоянь в верховьях р. Псла (Сукачев, 1906); на болоте Клюквенное по правому берегу р. Ворсклы, на дне балки (Сукачев, 1903а); на сфагновом болоте у с. Шарипово на водоразделе Кармасан—Чермасан в Башкирском Приуралье (Зеров, 1947); на травяно-моховом болотце ключевого питания в Актагайском р-не Карагандинской обл. в Казахстане (Монахов, Смирнова, 1968) и др. Многие сфагновые мхи в виде отдельных подушек нередко встречаются и в других растительных группировках — в ольшаниках, осоковых болотах, сырых лугах, а также в песчаных выемках, углублениях, часто не имеющих в своем составе других, кроме сфагнов, северных видов растений (Зеров, 1928; Гаель, 1929; Лавренко, 1936; Зеров, Козіна, 1971, и др.). Наиболее часто в этих местах отмечены *Sphagnum squarrosum* Crome, *S. teres* (Schimp.) Angstr., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. subsecundum* Nees, а также *S. fimbriatum* Wils., *S. warnstorfii* Russ., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. obtusum* Warnst., *S. contortum* K. F. Schultz., *S. papillosum* Lindb., *S. palustre* L., *S. centrale* C. Jens., реже — *S. magellanicum* Brid., *S. cuspidatum* Ehrh., *S. angustifolium* (C. Jens.) C. Jens., *S. balticum* (Russ.) Russ.

Большое число бореальных видов, далеко оторванных от своих сплошных ареалов, и сформированные ими фитоценозы всегда привлекали внимание исследователей к вопросу о происхождении сфагновых болот и о времени появления составляющих их элементов в степной зоне.

С конца XIX в. и до 20-х годов нашего столетия господствовала реликтово-гляциалистическая парадигма в объяснении этих вопросов. Д. И. Литвинов (1890), А. Н. Краснов (1893), В. Н. Сукачев (1903б, 1906), И. К. Пачоский (1910, 1915 и др.), В. И. Талиев (1913), М. В. Клоков (1916), И. В. Новопокровский (1921), Д. К. Зеров (1928) считали, что бореальная растительность степной зоны, и в первую очередь сфагновых болот, является реликтовой растительностью ледникового периода, угасающей в настоящее время. В обобщенном виде этот взгляд высказывал Талиев (1913: 120): «По мере наступления ледника должна была надвигаться на равнину арктическая или вообще северная и альпийская или высокогорная растительность. К ней, между прочим, принадлежат хвойные леса с сопровождающими их сфагновыми болотами. Отступление ледника должно было сопровождаться и обратным сокращением площади распространения этих обитателей холодных стран, причем при известных условиях там и сям могли уцелеть их обрывки в форме „реликтов“».

Лишь некоторые из этих авторов говорили о реликтовом характере не только северной растительности, но и отдельных видов северной флоры. Сукачев (1903б: 78), характеризуя болота на песках между Цымлой и Доном, отмечал: «. . . эти все северные болотные растения я склонен считать реликтовыми растениями ледникового периода». Новопокровский (1921: 43) писал о сфагнуме, кукушкине льне и других видах урочища «Березняки» бывшей Арчадинской лесной дачи на Среднем Дону следующее: «. . . мы имеем дело здесь с реликтами более древней флоры». В подобном плане высказывался Зеров (1928: 12): «. . . это позволяет считать сфагны в бас. Донца реликтом одной из ледниковых эпох».

В 30-е годы нашего столетия в связи с накоплением данных геоботанических исследований, и особенно материалов по стратиграфии сфагновых болот, в объяснении времени возникновения и формирования бореальных растительности и флоры в пределах степной зоны реликтово-гляциалистическую парадигму сменяет постгляциалистическая.

В исследованиях Е. М. Лавренко (1936, 1940), Е. М. Лавренко и З. Т. Извековой (1936) было показано, что большинство изученных сфагновых болот степной зоны сплавинного типа, т. е. они образовались в результате заболачивания водоемов путем нарастания сплавины с участком сфагновых мхов на водную поверхность мелких озер, часто встречающихся в пределах песчаных террас. Часть сфагновых болот возникла путем заболачивания влажных котловин среди песков, лишенных водоемов, т. е. по суходольному типу. Мощность торфа болот колеблется от 0 до 175 см, его разложимость слабая. Сфагновые сплавины различных размеров, как правило, небольшие, не заполняют всего водного пространства мелких озер. Такие же сведения приводятся и в некоторых других работах (Зеров, 1928; Гаель, 1929; Гожев, 1929, и др.).

Лавренко (1940) утверждает, что группировки сфагновых болот — самые молодые группировки степной зоны и взгляд на сфагновые болота как на гляциальные реликты необходимо изменить. Эти его положения поддержал Зеров (1946), отказавшись от воззрений на сфагновые мхи в степной зоне как на реликт ледниковой эпохи (Зеров, 1928). Он также считал, что сфагновые болотца — молодые образования, начали они распространяться на песчаных террасах степной полосы, как и древесная растительность из сосны, березы и ольхи, в результате увлажнения климата в последние фазы послеледниковой истории.

Выводы Лавренко (1936, 1940) и Зерова (1946) об экспансии в последнее время бореальных элементов разделялись и нами (Бойко, 1974) в связи с находкой на общей террасе рек Северский Донец и Деркул в Ворошиловградской обл. небольшого по размерам болотца со сфагновыми мхами и торфяными отложениями глубиной 90 см.

В 1979—1985 гг. мы продолжили исследования сфагновых мхов в пределах степной зоны европейской части СССР, в результате чего в 1983 г. найдено более 20 болотец со сфагновыми мхами и другими бореальными видами на Нижнеднепровских песках в Голопристанском р-не Херсонской обл. Приводим их краткую характеристику. Болотца с участием сфагновых мхов *Sphagnum fallax*, *S. fimbriatum*, *S. squarrosum* расположены в небольших блюдцевидных понижениях среди песчаных бугров высотой до 5—7 м, которые называются кучугурами. Встречаются болотца двух типов: с водным пространством и без водного пространства.

Примером первого типа может служить изученное нами болотце размером 70×50 м с водным пространством с западной стороны. В центре и вокруг него на небольших возвышениях произрастает *Betula borysthenica* Klok. et Zoz, достигая 5—7 м в высоту и до 10 см в диаметре. В юго-восточной части болотца большая латка, 3×4 м, занята сфагновой куртиной из *S. fimbriatum* и *S. fallax*. Среди кочек из *Carex omskiana* Meinsh., *C. lasiocarpa* Ehrh., встречающихся по всему болотцу, разбросаны небольшие, в среднем 20×30 см, подушки *S. squarrosum*. Вокруг водного окна и в некоторых других местах, в том числе и среди сфагнов, произрастает *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. В обводненных местах его проективное покрытие достигает 80—90 %. Среди осок и тростника встречаются *Lythrum salicaria* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Thypha latifolia* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Lysimachia vulgaris* L., *Lycopus europaeus* L., в воде — *Hottonia palustris* L., *Alisma plantago-aquatica* L. и др. По периферии, где менее влажно, болотце окружено почти сплошным кольцом из *Polytrichum commune* Hedw. с примесью *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. и *Bryum argenteum* Hedw. Здесь отмечен многочисленный подрост березы: на учетных площадках в 1 м^2 насчитывается в среднем до 25—30 молодых особей. Между кочками осок и на основаниях стволов березы массово распространена синузия из мха *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. Здесь же на основании стволов березы произрастают *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Bryum flaccidum* Brid. f. *pulvinatum* (Warnst.) Podp., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. По краю окнища по корневым лапам березы в воду спускается *Amblystegium riparium* (Hedw.) B., S. et G., между обнаженными корнями произрастают *A. serpens* (Hedw.) B., S. et G. var. *juratzkanum* Schimp., *A. subtile* (Hedw.) B., S. et G., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils.

Болотца второго типа, без открытого водного пространства (вода бывает только весной), характеризуются довольно сильно обедненным видовым составом из-за отсутствия видов болотного разнотравья. Так, в одном из болотец в центре урочища «Березки», расположенном в межкучугурном блюдцевидном углублении в 6—7 м, *Betula borysthenica* произрастает только с западной стороны. Высота стволов ее достигает 6—7 м, их диаметр до 7—9 см, много самосева. В центре блюдца размером 10×15 м преобладает *Polytrichum commune* со множеством зрелых спорогонов. Его подушки образуют покров с проективным покрытием до 90 %. С северной стороны находится большая размером 2.5×1.0 м подушка *Sphagnum fallax*, окруженная кочками *Juncus* sp., которые отмечены также и среди *Polytrichum commune* в центре болотца. С южной стороны почти полукругом болотце окаймлено полосой редкого бореального вида *Lycopodiella inundata* (L.) Holub. В этом болотце в примеси к *P. commune* встречаются *Ceratodon purpureus* со спорогонами, *Bryum caespiticium* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. По краю болотца на границе с песками растет *Polytrichum piliferum* Hedw. На стволах березы обитают лишайники *Xanthoria parietina* Fr., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Parmelia sulcata* Tayl.

В других болотцах со сфагнами, особенно в обводненных, к березе примешивается *Salix viminalis* L. и одиночные *S. alba* L., *S. fragilis* L., *Populus tremula* L. Среди мхов, особенно на краю возле уреза воды, появляются бореальные виды, такие как *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., а также *Amblystegium riparium*, *A. saxatile* Schimp. На почве на влажных местах здесь отмечены *Brachithecium rutabulum* (Hedw.) B., S. et G., *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp., на основаниях стволов — *Phragmites australis*, нередок *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., между осок — *D. sendtneri* (Schimp. ex H. Mull.) Warnst. f. *gracilescens* (Sanio) Moenk., *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Brid., на основаниях стволов и возле стволов древесных пород — мощные дерновинки *Brachythecium rivulare* B., S. et G., *Eurhynchium speciosum* (Brid.) Jur., *Amblystegium serpens*, *Brachithecium campestre* (C. Mull.) B., S. et G., *Bryum flaccidum* f. *pulvinatum*. На основаниях стволов и на стволах древесных пород также отмечены *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb., *T. pulvinata* (Jur.) Limpr., *T. subulata* Hedw. и виды рода *Orthotrichum* — *O. diaphanum* Brid., *O. affine* Brid., *O. stria-*

tum Hedw., *O. speciosum* Nees. На песках вокруг болотец произрастает *Tortula ruralis*.

Сфагновые мхи в изученных болотцах произрастают в виде компактных подушек в диаметре от 0.2—0.3 до 3—4 м и высотой до 15—16 см. Чаще встречается *Sphagnum fallax*, реже — *S. fimbriatum*, *S. squarrosum*. Все найденные виды, кроме *S. fimbriatum*, имели немногочисленные, по 2—5 на стебле, зрелые спорогоны с открытыми коробочками.

Данное местонахождение сфагновых мхов самое южное на Украине и в степной зоне, расположено всего в 20—25 км от берега Черного моря. Оно южнее на 175—180 км от известного местонахождения *S. squarrosum* в Каменско-Днепровском р-не Запорожской обл. (Зеров, Козіна, 1971), на 300 км — от местонахождения *S. fallax* в Новомосковском р-не Днепропетровской обл. и на 350 км — от местонахождения *S. fimbriatum* на болоте Ирдынь в Черкасской обл. (Зеров, 1964). Для последних двух видов — это первые нахождения в Левобережной злаковой степи Украины.

Значительная отдаленность этих популяций сфагнов от основных, сплошных ареалов видов, расположенных значительно севернее, и произрастание их на протяжении большого промежутка времени в условиях юга степной зоны в какой-то мере оказали влияние на анатомо-морфологическое строение особей. Так, например, исследования показали, что особи *S. squarrosum* во всех своих частях несколько мельче типовых и по размерам напоминают арктические экземпляры этого вида, но в отличие от них имеют хорошо оттопыренные веточные листья, такие же, как и у типовых форм, не похожие по этому признаку на *S. teres*, как это указывают для арктических экземпляров Л. И. Савич-Любицкая и З. Н. Смирнова (1968). Не наблюдается также увеличения числа слоев клеток гиалодермиса стеблей до 3—4 вместо 2—3, о чем идет речь у вышеназванных авторов для экземпляров с южных местонахождений. В какой-то мере имеются отличия от типовых форм и у особей *S. fallax* из данной популяции. Их веточные листья немного длиннее и напоминают листья *S. cuspidatum* Ehrh.

В этом районе можно наблюдать различное участие сфагновых мхов в составе растительных группировок: от отдельных небольших подушек в березняках или ольшаниках, или в понижениях без древесной растительности — среди осок или вейника наземного, до крупных, достигающих 4—5 м в диаметре в березняках.

Таким образом, по нашим наблюдениям, сфагновые мхи произрастают в березняках из *Betula borysthenica* различного возраста, но чаще там, где преобладают березы 20—30-летнего возраста. Реже сфагны встречаются в ольшаниках или в других растительных группировках. Слой торфа под сфагнами, как правило, незначительный или совсем отсутствует.

Эти особенности сфагновых мхов и образуемых ими сфагновых болот, а именно незначительная мощность торфа, слабая разложимость последнего, небольшие размеры осоково-сфагновых сплавин в мелких озерках, дали основание Лавренко (1940) говорить о продолжающейся современной активности болотных бореальных элементов в пределах депрессий песчаных террас рек степной полосы. В подтверждение этого взгляда он указывает на свои личные наблюдения всех возрастных стадий березняков в области песков Нижнего Днепра — от однолетних густых всходов до более или менее старых насаждений.

Однако данная гипотеза не объясняет наличия сфагновых мхов и болотец вне пределов террас рек. Кроме того, в последние десятилетия получены новые сведения о распространении сфагновых мхов на территории нынешней степной зоны и прилегающих районов лесостепной зоны в третичном и четвертичном периодах и проведена общая реконструкция растительного покрова.

П. И. Дорофеев (1951, 1955 и др.) в результате исследования палеокарпологическим методом предположил, что на юге Украины в миоцене существовали смешанные хвойно-лиственные леса, сочетавшиеся с ландшафтами открытого типа. По данным Л. А. Чигуряевой (1950), Е. Н. Анановой (1954, 1974), Т. А. Якубовской (1955), М. Н. Грищенко (1960), В. В. Кораlловой (1962), Н. А. Щекиной (1965, 1966, 1974, 1975, 1979), Я. Б. Лейе (1969), Е. З. Мицул

(1973), В. П. Семенова и В. Г. Шпуля (1975), Л. В. Веклича (1982) и других исследователей, в пределах современных территорий Украины, Молдавии, Северо-Восточного Приазовья и Нижнего и Среднего Дона в неогене произрастали лиственные и хвойные леса, в которых преобладали сосна, береза, ольха, ель. По данным ископаемых флор, в средних широтах Евразии во второй половине третичного периода существовали смешанные леса из лиственных и хвойных пород (Криштофович, 1936; Сукачев, 1938; Крашенинников, 1939, и др.). Лиственные леса были в долинах и поймах рек, хвойные — на водоразделах. Встречались заболоченные места, пресноводные бассейны с массой прибрежноводных и водных растений. В обобщающей работе Щекиной (1979) показано, что в большинстве пыльцевых спектров отложений присутствуют споры сфагновых мхов. Особенно их много в отложениях среднего сармата юга правобережной Украины — до 6.5 %, нижнего мэотиса юга левобережной Украины — до 10.0 %. Это прямое доказательство того, что в неогене были хорошие условия для произрастания сфагновых мхов в пределах современной степной зоны.

В четвертичном периоде в степной зоне Украины, как и в прилежащих районах, также сложились вполне благоприятные условия для произрастания сфагнов (Ломаева, 1966; Веклич, Сиренко, 1976, и др.). На это указывается и в монографии А. Т. Артюшенко (1970), где показано, что ее выводы вполне согласуются и с палеофаунистическими данными (Молявко, Підоплічко, 1955; Молявко, 1960). И в голоцене также могли хорошо развиваться сфагновые мхи. Среди древесной растительности в окрестностях Кардашинского торфяника были представлены сосна, береза, ольха, дуб, среди травянистой — осоки (Артюшенко, Бачурина, 1958).

Все данные, полученные различными методами, дают основание считать, что сфагновые мхи в степной зоне европейской части СССР произрастают по крайней мере с миоцена неогенового периода, причем они всегда были, как и сейчас, интразональным явлением для данной территории, использовали для своего поселения места с достаточно увлажненным и «холодным» субстратом. Как и теперь, это были депрессии среди песчаных массивов, образованных деятельностью рек, существование которых здесь в третичном периоде никто не отрицает. Отсутствие мощных залежей торфа объясняется теми же причинами. Как и сейчас, сфагновые болотца не могли долго оставаться на одном месте в связи с геоморфологическими и гидрологическими особенностями песчаного субстрата, который очень динамичен и постоянно подвергается воздействию вод и ветров. И, кроме того, песок не способствует фоссилизации растительных остатков.

Сфагновые болотца, расположенные вне песчаных террас рек и обычно связанные с балками, постоянно подвергаются воздействию различных природных факторов и не остаются долго в неизменном состоянии. Эти болотца также недолговечны, хотя по времени существования несколько превышают сфагновые болотца песчаных террас рек. Доказательством может служить наличие у них более мощных торфяных отложений.

Способность сфагновых болотец затухать в одном месте и снова появляться в другом дала им возможность «уходить» от многочисленных трансгрессий моря и возвращаться в обратном направлении при регрессиях — возобновляться на промытых песках террас рек, впадающих в море.

Исходя из вышеизложенного, можно с уверенностью сказать, что сфагновые мхи произрастают в пределах нынешней степной зоны по крайней мере с миоцена. Точки зрения, что они проникли на юг во время ледникового периода или в послеледниковую эпоху, или только в современную эпоху, необходимо пересмотреть как недостаточно обоснованные.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. Палинологические данные к вопросу о происхождении степей на юге европейской части СССР. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 3, с. 343—356. — *Ананова Е. Н.* Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равнины. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 196 с. — *Артюшенко А. Т.* Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. Киев: Наук. думка, 1970. 173 с. — *Артюшенко О. Т.*, *Бачурина Г. Ф.* Нові дані по стратиграфії та спорово-пилковому дослідженню Кардашинського торфовища. — Укр. бот. журн., 1958, т. 15, № 3, с. 60—70. — *Бойко М. Ф.* Найпівденніше на Україні болото із сфагновими мохами. — Укр. бот. журн., 1974, т. 31, № 2, с. 236—237. — *Веклич Л. Р.* Палеоэтапность и стратотипы почвенных формаций верхнего кайнозоя. Киев: Наук. думка, 1982. 208 с. — *Веклич Л. Р.*, *Сиренко Н. А.* Плиоцен и плейстоцен левобережья нижнего Днепра и равнинного Крыма. Киев: Наук. думка, 1976. 136 с. — *Вірченко В. М.* Сфагнові мохи Правобережного Лісостепу УРСР. — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 2, с. 92—93. — *Гаель А. Г.* Пески Нижнего Дона: Тр. по лесн. опыт. делу, 1929, вып. 4. 194 с. — *Гожев А. Д.* Типы песков Среднего Дона и их хозяйственное использование: Тр. по лесн. опыт. делу. Вып. 3. М.; Л., 1929. 175 с. — *Грищенко М. Н.* Палинологические материалы и характеристика неогеновой флоры в районе г. Никополя. — Научн. зап. Воронеж. лесотехн. ин-та, 1960, т. 21, с. 140—143. — *Доктуровский В. С.* О растительности Черного леса Херсонск. губ.: Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та, 1907, т. 7, вып. 4, с. 232—248. — *Дорофеев П. І.* Меотичні рослини в околиць Одеси. — Бот. журн., 1951, т. 8, № 3, с. 31—40. — *Дорофеев П. И.* О находке понтической флоры на Украине. — ДАН СССР, 1955, т. 102, № 5, с. 1017—1018. — *Жаркова А. М.* Сфагновые мхи Боровской лесной дачи (Северный Казахстан): Тр. Омск. гос. пед. ин-та, 1974, вып. 79, с. 30—35. — *Зеров Д. К.* До флори Черкаської округи. — Вісн. Київ. бот. саду, 1924, вип. 1, с. 5—26. — *Зеров Д. К.* Торфові мохи України: Тр. фіз-мат. відділу ВУАН, 1928, т. 10, вип. 1, с. 1—70. — *Зеров Д. К.* Стратиграфія сфагнових боліт степової частини УРСР. — Бот. журн. АН УРСР, 1946, т. 3, № 3—4, с. 29—34. — *Зеров Д. К.* Сфагнові мохи Південного Уралу і Башкирського Приуралля. — Бот. журн. АН УРСР, 1947, № 1—2, с. 95—106. — *Зеров Д. К.* Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ: Наук. думка, 1964. 354 с. — *Зеров Д. К.*, *Козіна С. Я.* Найпівденніше знаходище сфагнового моху на Україні. — Укр. бот. журн., 1971, т. 28, № 2, с. 228. — *Клоков М. В.* Замечательный уголок северной природы на юге Харьковской губернии. — Бюл. Харьк. о-ва любит. прир., 1916, № 1, с. 1—9. — *Кораллова В. В.* Спорово-пилкові комплекси верхнього та середнього міоцену північної частини Причорноморської западини. — Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 4, с. 55—62. — *Краснов А. Н.* Рельеф, растительность и почвы Харьковской губернии. — Докл. Харьков. о-ва с. х. 1893. 140 с. — *Крашенинников И. М.* Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Сов. бот., 1939, № 6—7, с. 67—99. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. — Сов. бот., 1936, № 3, с. 9—24. — *Лавренко Е. М.* О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейне рек Буга, Днепра и Дона. — Сов. бот., 1936, № 3, с. 24—42. — *Лавренко Е. М.* Сфагновые болота бассейна р. Донца. — В кн.: Геоботаника. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 603—632. — *Лавренко Е. М.* Бореальная растительность Лиманской группы озер и болот в долине Среднего Донца. — В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973, с. 125—155. — *Лавренко Є. М.*, *Ізвекова З. Т.* До вивчення ландшафтів і стратиграфії Кардашинського болота в межах низу Дніпра. — В кн.: Четвертинний період. Вип. 112. Київ, 1936, с. 3—14. — *Лейе Я. Б.* Спорово-пилкові комплекси із неогенових відкладів північного узбережжя Тендерівської затоки Чорного моря. — Укр. бот. журн., 1969, т. 26, № 3, с. 57—61. — *Литвинов Д. И.* Геоботанические заметки о флоре Европейской России. — Bul. Soc. Nat. Moscou, 1890, vol. 4, N 3, p. 322—434. — *Ломаева Е. Т.* Палинологическая характеристика лёссовых пород и реконструкция палеогеографических условий в четвертичное время на территории Приднестровья и Причерноморья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1966. 22 с. — *Мицул Е. З.* Палинологическая характеристика миоценовых отложений Молдавии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1973. 18 с. — *Молявко Г. І.* Неоген півдня України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1960. 208 с. — *Молявко Г. І.*, *Підоплічко І. Г.* До палеогеографії південних степів УРСР у міоцені та антропогені. — Геол. журн., 1955, т. 15, вип. 1, с. 25—34. — *Монахов А. К. Смирнова З. Н.* О находке некоторых северных видов мхов в Центральном Казахстане. — Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1968, с. 274—277. — *Новопокровский И. В.* Растительность Донского края. Новочеркасск, 1921. 48 с. — *Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. — Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт., 1910. 34 с. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. Леса. Херсон, 1915. 202 с. — *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 109 с. — *Сапегин А. А.* Материалы для флоры мхов южной России. — Изв. Петерб. бот. сада, 1910, т. 10, вып. 5—6, с. 186—191. — *Семенов В. П.*, *Шпуль В. Г.* Стратиграфия неогена Медведицко-Хоперского междуречья по данным палинологических исследований. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1975. 81 с. — *Сукачев В. Н.* Ботанико-географические исследования в Грайворонском и Обоянском уездах Курской губернии: Тр. общ. испыт. прир. при Харьковск. ун-те, 1903а, т. 37, с. 319—355. — *Сукачев В. Н.* Ботанико-географические исследования в Донской области летом 1902 года: Тр. Петерб. о-ва естествоисп., 1903б, т. 34, вып. 1, с. 70—83. — *Сукачев В. Н.* Материалы к изучению болот и торфяников степной области южной России. — Изв. Лесного ин-та, 1906, т. 14, с. 167—188. — *Сукачев В. Н.* История растительности СССР во время плейстоцена. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 183—234. — *Сукачев В. Н.* К истории растительного покрова европейского лесостепья. — В кн.: Избранные труды. Т. 2. Л.: Наука, 1973, с. 319—326. — *Талиев В. И.* Введение в ботаническое исследование Харьковской губернии. Харьков: Изд-во Харьков. губ. земства, 1913. 134 с. — *Чигуряева А. А.* О спорово-пыльцевом комплексе Крынки.: Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. М.: Изд-во МГУ, 1950, с. 107—113. — *Щекина Н. А.* Новые данные о растительности юга Украины в понтическом веке. — ДАН СССР, 1965, т. 162, № 4, с. 897—900. — *Щекина Н. А.* История флоры и растительности юга Украины в плиоцене. — В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, 1966, с. 184—188. — *Щекіна Н. О.* Матеріали до флори та рослинності півдня України в меотичному віці. — Укр. бот. журн., 1974, т. 31,

№ 6, с. 710—716. — *Щекина Н. А.* История развития растительного покрова Херсонской и Николаевской областей в сарматском веке. — В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка, 1975, с. 265—278. — *Щекина Н. А.* История флоры и растительности юга европейской части СССР в позднем миоцене — раннем плиоцене. Киев: Наук. думка, 1979. 198 с. — *Якубовская Т. А.* Сарматская флора Молдавской ССР: Тр. Бот. ин-та. Сер. 1, 1955, № 11, с. 7—108.

Получено 15 X 1985.

Херсонский государственный
педагогический институт.

УДК 58 : 634.0.81

Бот. журн., т. 72, № 4

В. В. Коровин

ОБЩЕЕ В СТРОЕНИИ АНОМАЛЬНЫХ ДРЕВЕСИН

V. V. KOROVIN. COMMON FEATURES IN THE STRUCTURE OF ANOMALOUS WOODS

Рассмотрены особенности строения аномальных древесин (*Betula pendula* var. *carelica*, клены с древесиной типа «птичий глаз», наплывы на стволах *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, капы *B. pubescens* и *Juglans regia*). Возникновение аномальных структур связано с местными нарушениями дифференциации производных камбия. В результате формируются аномальные лучи, состоящие из паренхимных клеток и неправильной формы трахеальных элементов. Изученным аномальным древесинам свойственно повышенное содержание лучевой паренхимы, и их формирование сопровождается заменой осевых структурных элементов радиальными.

К настоящему времени в литературе накопилось достаточно сведений о структурных особенностях аномальных древесин. Анализ этих сведений и наши наблюдения показали, что развитие древесинных аномалий часто связано с усилением паренхиматизации древесины, выражающейся в своеобразной дилатации лучей и увеличении доли лучевой паренхимы.

Рассмотрев анатомические особенности древесины березы карельской *Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl., явора *Acer pseudoplatanus* L. с текстурой «птичий глаз», кленов маньчжурского и остролистного *A. mandshuricum* Macim., *A. platanoides* L., имеющих текстуру древесины подобную «птичьему глазу», аномальной древесины ольхи серой *Alnus incana* (L.) Moench, сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., капов березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. и ореха грецкого *Juglans regia* L., своеобразной «бугорчатой» древесины явора и наплывов на стволах березы повислой *Betula pendula* Roth — сувелей, мы выявили некоторые общие черты строения этих аномалий.[1]

В большинстве рассмотренных нами случаев формирование аномалий начинается с передифференциации одной или нескольких рядом расположенных лучевых камбиальных инициалей. В древесине такие лучи быстро увеличиваются в ширину и высоту. Аномальное расширение луча сопровождается локальным ингибированием радиального прироста древесины (Любавская, 1975; Зуихина, Коровин, 1983; Коровин, Зуихина, 1983). На поверхности древесинного цилиндра, в зоне формирования аномального луча, образуется хорошо заметное углубление. Во флоэме против аномальной лучевой инициали происходит интенсивная склерификация, захватывающая все прилегающие к аномальному лучу структурные компоненты, включая членики ситовидных трубок.

---

[1] Капы — гипертрофированные участки стволов или ветвей у древесных растений, возникновение и рост которых связаны с образованием и ветвлением многочисленных спящих почек. Это специализированные образования, приспособленные для вегетативного размножения (прикорневые капы) и восстановления ассимилирующей поверхности при повреждении или отмирании кроны (стволовые капы). Сувели — «гладкие» (без почек) наплывы древесины, встречающиеся на стволах некоторых древесных лесообразующих растений. Факторы, вызывающие образование сувелей, пока не выявлены.

Дальнейшее развитие аномальных лучей в рассмотренных нами образцах древесины сопровождается проявлением специфических черт строения.

У капов, сувелей и в древесине наплывов березы карельской интенсивность радиального прироста возрастает, зоны местного ингибирования отсутствуют.

Развитие аномалий в древесине березы карельской и явора подробно рассмотрено в литературе (Любавская, 1975, 1978; Зуихина, 1975; Барильская, 1978; Барильская, Бумагина, 1983; Коровин, 1984, и др.). Здесь отметим лишь те особенности аномалий, которые определяют их сходство или отличие от аномалий других рассматриваемых нами древесин.

У березы карельской в результате интенсивного расширения лучей и дедифференциации лучевых камбиальных инициалей возникают обширные зоны, состоящие из паренхимных изодиаметрических клеток, подобных клеткам каллуса (см. рисунок, *1*). Развитие каждой аномальной зоны в древесине березы карельской может продолжаться 2—5 лет, после чего в расширившемся аномальном луче начинают дифференцироваться осевые проводящие элементы и деятельность камбия в этой зоне постепенно нормализуется. В утолщениях ствола березы карельской, между аномальными зонами, по данным А. Я. Любавской (1975), резко возрастает доля лучевой паренхимы по сравнению с нормальной древесиной.

В древесине явора с текстурой «птичий глаз» начальная стадия развития аномалий сходна с описанной для березы карельской, но в дальнейшем аномальные лучи в течение нескольких лет могут расширяться или сужаться до определенного предела, сохраняя при этом веретеновидную или близкую к ней форму. Внутри такого луча, в камбиальной зоне, периодически возникают скопления однородных изодиаметрических клеток, некоторые из них дифференцируются в трахеальные элементы неправильной формы (см.рисунок, *2*). Впоследствии такие лучи нормализуются или расщепляются на несколько самостоятельных лучей, расходящихся в процессе периферического роста ствола.

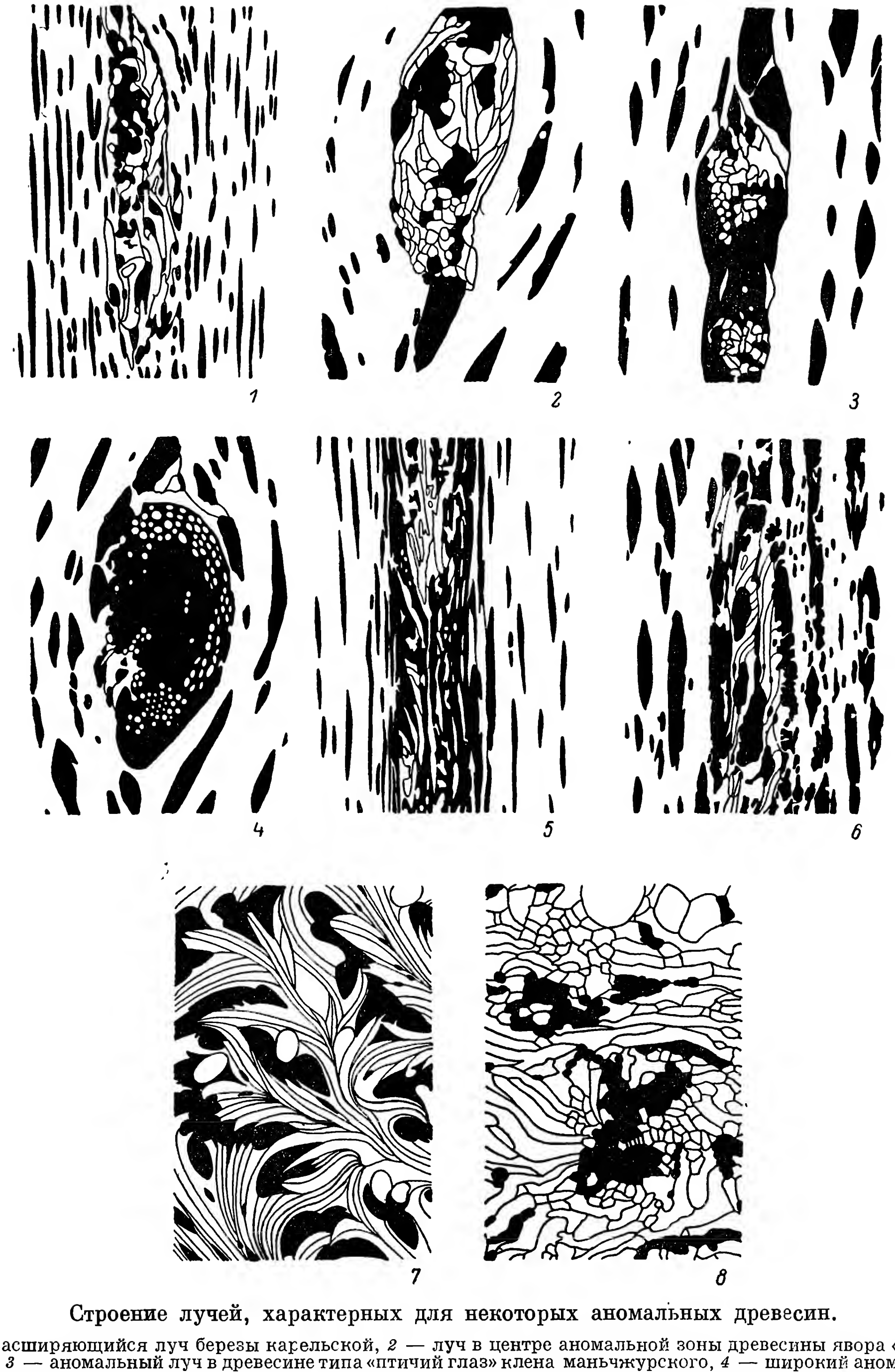
Такие же изменения наблюдаются в аномальных лучах кленов маньчжурского и остролистного с древесиной, напоминающей «птичий глаз» явора. У клена маньчжурского аномальные зоны мелкие, занимающие только часть луча (см. рисунок, *3*), но лучей с аномальным строением больше, чем у явора.

У клена остролистного мы обнаружили лишь одиночные аномальные лучи. По величине, форме и характеру развития они сходны с теми же структурами явора (см. рисунок, *4*).

Рассмотренным аномальным древесинам клена свойственны точечные углубления на поверхности древесинного цилиндра — зоны локального ингибирования радиального прироста, возникающие одновременно с аномальным расширением лучей.

Обширные, ритмически повторяющиеся зоны замедленного прироста возникают иногда в древесине ольхи серой. На поверхности древесинного цилиндра появляются глубокие бороздки, ориентированные вдоль оси ствола. Образование зон ингибирования у ольхи тоже связано с развитием очень крупных аномальных лучей. Если аномалии березы карельской и кленов в плоскости тангентального среза измеряются несколькими миллиметрами, то у ольхи они достигают 7—10 см в осевом направлении. Анатомически такие участки, будучи окончательно сформированными, напоминают агрегатные лучи: составляющие их структурные элементы имеют осевую или близкую к осевой ориентацию и представлены короткими волокнистыми трахеидами и однорядными лучами, иногда расширяющимися до двухрядных. Только изучение серии срезов позволяет установить, что такой аномальный луч сформировался в результате расширения одного или нескольких лучей (см. рисунок, *5*).

У явора на Северном Кавказе мы обнаружили неизвестную ранее своеобразную аномальную древесину, названную нами бугорчатой — поверхность древесинного цилиндра была покрыта многочисленными ритмически повторяющимися тупоконическими выростами высотой 0.5—0.7 см. Между выростами, у их оснований, расположены продолговатые, ориентированные вдоль оси ствола углубления, по очертаниям напоминающие круглые скобки. Вся древе-



Строение лучей, характерных для некоторых аномальных древесин.

1 — расширяющийся луч березы карельской, 2 — луч в центре аномальной зоны древесины явора «птичий глаз», 3 — аномальный луч в древесине типа «птичий глаз» клена маньчжурского, 4 — широкий аномальный луч в древесине клена остролистного, 5 — аномальный агрегатный луч в древесине ольхи серой, 6 — широкий аномальный луч бугорчатой древесины явора в зоне ингибирования, 7 — своеобразная форма лучей в зоне конического выроста бугорчатой древесины явора, 8 — широкие аномальные лучи в древесине наплыва сосны обыкновенной.

сина, таким образом, состояла из чередующихся зон ингибирования и пролиферации.

Микроскопические наблюдения показали, что образование каждой зоны ингибирования начинается с возникновения большого аномального луча, в центре которого в течение одного вегетационного периода формируется зона изодиаметрических паренхимных клеток; одновременно в этой зоне замедляется радиальный прирост. В дальнейшем в центре аномального луча из однородных паренхимных клеток развиваются элементы, морфологически сходные с нормальной лучевой паренхимой, и короткие трахеальные элементы. В целом зона ингибирования приобретает сходство с аномальными лучами у березы карельской и кленов с древесиной типа «птичий глаз» (см. рисунок, *6*).

Участки пролиферации характеризуются весьма своеобразной свилеватостью структурных элементов древесины. В расположении сосудов и волокон либриформа трудно выявить закономерность; с некоторым допущением можно считать, что элементы древесины веерообразно расходятся от оси конического выроста. Лучи в этой зоне при рассмотрении их в плоскости тангентального среза теряют вертикальную ориентацию и, объединяясь в группы, образуют фигуры, очертания которых описать практически невозможно (см. рисунок, *7*).

На стволах сосны обыкновенной иногда возникают сближенные группы наплывов древесины. Образования эти отличаются от более распространенных сувелей углублениями на их поверхности. Будучи окоренными, такие наплывы проявляют сходство с поверхностью древесинного цилиндра березы карельской.

Анатомические исследования показали, что образование углублений на поверхности наплывов у сосны, как и в других рассмотренных случаях, связано с изменением в строении лучей. Дно углублений образовано скоплениями лучевой паренхимы, напоминающими аномальные лучи в древесине лиственных растений (см. рисунок, *8*). Доля лучевой паренхимы в наплыве значительно больше, чем в нормальной стволовой древесине сосны обыкновенной.

В капах и сувелях зоны локального ингибирования прироста, как правило, отсутствуют или встречаются редко. Аномальные лучи в древесине капов обычно связаны с образованием придаточных почек. В сувелях аномальные лучи небольшие, встречаются редко и расположены случайно.

Гипертрофия древесины при образовании капов и сувелей тесно связана с увеличением доли лучевой паренхимы. Лучи, свойственные капам и сувелям, несколько крупнее лучей в нормальной древесине. Основную их массу вряд ли можно считать аномальной, хотя из-за общей свилеватости ткани они часто принимают неправильную форму.

Число примеров, иллюстрирующих участие лучей в формировании аномальных образований во вторичной ксилеме древесных растений, можно значительно увеличить за счет данных литературы.

Образование у яблони *Malus* Mill. широких аномальных лучей, вызываемое вирусным заболеванием, сопутствует развитию ямчатости ствола (stem pitting) (Петерсон, Шварцбах, 1975). У сосны лучистой *Pinus radiata* D. Don такое же изменение в строении древесины возникает в месте контакта несовместимых прививок (Copes, 1980). Чрезмерное развитие лучевой паренхимы и образование многорядных лучей наблюдали при воздействии на камбий ели ситхинской *Picea sithensis* (Bong.) Carr. синтетическими регуляторами роста (Philipson, Counts, 1980). Действие радиоактивного кобальта на камбий сосны обыкновенной нарушает дифференциацию древесины, вызывая образование в ней изодиаметрической паренхимы и широких (многорядных) лучей (Ладза, 1975). Некоторые виды несовершенных грибов, вызывающие «рак» хвойных, стимулируют усиленную паренхиматизацию в патологических наплывах древесины, лучи при этом расширяются и принимают нетипичную для данной древесной породы форму (Соколов, Щедрова, 1975а, б). Развитие на ветвях яблонь галлов, вызываемых тлями, начинается с раздревеснения и паренхиматизации древесины. Эти изменения происходят в первую очередь в лучах (Зинковская, 1975). При поражении сосны скрученной *Pinus contorta* Dougl. ржавчинными грибами сначала сильно расширяются лучи. Образующиеся при этом заболевании галлы состоят из изодиаметрической паренхимы и неправильной формы трахеид (Zalasky, 1976).

Усиление паренхиматизации древесины, проявляющееся прежде всего в образовании широких аномальных лучей, наблюдается иногда и в ходе нормального морфогенеза, например при заложении зачатков придаточных органов (Bannan, 1941; Иванова, 1982), при формировании волнистой древесины (Коновалов, 1984).

Таким образом, вне зависимости от факторов, денормализующих структурную организацию, во внутренней морфологии аномальных древесин, наряду со специфическими чертами строения, прослеживаются и общие закономерности, наиболее четко проявляющиеся на ранних этапах их формирования. Изменения в строении древесины обычно начинаются с быстрого расширения одного или нескольких соседних лучей, приводящего к образованию крупного аномального луча, в котором появляются мелкие изодиаметрические клетки, морфологически близкие клеткам каллуса.

В дальнейшем разные аномальные древесины приобретают специфическую структуру. Аномальные древесины по сравнению с нормальными более паренхиматизированы главным образом за счет расширения лучей или увеличения их численности, что приводит в итоге к замене осевых структурных элементов радиальными. При этом аномальное расширение лучей ассоциируется с локальным ингибированием прироста, а увеличение доли нормальной лучевой паренхимы и общая паренхиматизация древесины связаны с пролиферацией — местным радиальным разрастанием ствола или ветви.

ЛИТЕРАТУРА

Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 6, с. 805—811. — *Барильская Л. А.*, *Бумагина З. Д.* Аномалии карельской березы. — В кн.: Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983, с. 112—114. — *Зинковская Л. А.* Роль лигнина в процессе образования галлов, вызываемых у яблони *Eriosoma lanigerum* Hausm. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 107—109. — *Зуихина С. П.* Аномальное строение древесины клена белого в Карпатах. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 192—193. — *Зуихина С. П.*, *Коровин В. В.* Строение аномальной древесины представителей рода *Acer* L. — В кн.: Науч. тр. МЛТИ. Вып. 148. М., 1983, с. 148—151. — *Иванова З. Я.* Биологические основы и приемы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев, 1982. 287 с. — *Коновалов В. Ф.* Селекция грубокорых форм березы повислой на декоративность древесины: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1984. 18 с. — *Коровин В. В.* Закономерности в развитии структурных аномалий у семенных растений. — В кн.: I Всесоюз. конф. по анатомии растений: Тез. докл. Л.: Наука, 1984, с. 78. — *Коровин В. В.*, *Зуихина С. П.* Лучевые аномалии как форма изменчивости в строении древесины. — В кн.: Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983, с. 152—153. — *Ладза Э. Э.* Анатомические и физиологические особенности патологических тканей, образованных облученным камбием сосны. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 199—202. — *Любавская А. Я.* Текстура и анатомическое строение древесины карельской березы различных жизненных форм. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений, Л.: Наука, 1975, с. 193—197. — *Любавская А. Я.* Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 156 с. — *Петерсон Л. П.*, *Шварцбах Я. А.* Некоторые морфологические и анатомические сходства в строении древесины больной яблони (stem pitting) и карельской березы. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 197—199. — *Соколов Д. В.*, *Щедрова В. И.* Анатомическое исследование древесины раковых образований ели обыкновенной. — В кн.: Защита леса. Л.; ЛТА, 1975а, вып. 1, с. 112—116. — *Соколов Д. В.*, *Щедрова В. И.* Некоторые данные о раковой болезни хвойных деревьев. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975б, с. 165—168. — *Bannan M. W.* Vascular rays and advantitious root formations in *Thuja occidentalis*. — Amer. J. Bot., 1941, vol. 22, p. 138—136. — *Copes D. L.* Development of internal graft incompatibility simptoms in *Pinus radiata* D. Don. — New Zeland J. For. Sci., 1980, vol. 10, p. 376—380. — *Philipson I. I.*, *Counts M. P.* Effect of growth hormone application on the secondary growth of roots and stems in *Picea sithensis* (Bong.) Carr. — An. Bot., vol. 46, 1980, p. 747—755. — *Zalasky H.* Xylem in galls of lodgepole pine coused by western gall rast, Endocronartium harknessii. — Canad. J. Bot., 1976, vol. 45, p. 1586—1590.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт химизации лесного хозяйства,
г. Ивантеевка.

Получено 16 XII 1985.

УДК 581.8 : 581.47 : 582.675

В. П. Серов

АНАТОМО-КАРПОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ РОДА *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) ФЛОРЫ СССР

V. P. SEROV. ANATOMO-CARPOLOGIC DIFFERENCES BETWEEN SPECIES OF THE GENUS *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

Виды рода *Atragene* флоры СССР сравниваются по строению семенной кожуры и перикарпия. Установленные анатомические особенности, сопоставленные с другими диагностическими признаками, данными экологии и распространения, позволяют предположить наличие трех самостоятельных групп в составе рода.

В современной систематической литературе род *Atragene* (княжик) рассматривается как секция рода *Clematis* L. s. l. (ломонос) (Tamura, 1956; Tutin, 1964; Pringle, 1971; Fang Ming-yuan, 1980), реже как подрод (Keener, Dennis, 1982). Княжики от ломоносов отличаются наличием стаминодиев, особенностями жизненной формы, экологии и географического распространения. Независимо от придаваемого группе таксономического ранга ее целостность сомнению не подвергается. До сих пор мало внимания уделялось внутренней дифференциации группы *Atragene*. J. Pringle в своей обработке 1971 г. указал, что княжики Старого и Нового Света имеют отличие в цветке: у североамериканских видов стаминодии сходны с тычинками, тогда как у евроазиатских они ясно различаются формой и размером. В целом неясность филогенетических связей внутри рода делает необходимым более глубокое изучение вопроса.

Анатомо-карпологическое исследование представителей рода *Clematis* s. l. (в том числе один вид секции *Atragene* — *C. sibirica* (L.) Mill.), произведенное Т. Б. Берестецкой (1984), показало перспективность использования признаков строения перикарпия и спермодермы в диагностике секций и видов. Это побудило нас в ходе систематического изучения видов рода *Atragene* приступить к более детальному изучению плодов и семян.

Исследованы 5 видов рода *Atragene*, представленных во флоре СССР: *A. alpina* L., *A. sibirica* L., *A. ochotensis* Pall., *A. macropetala* (Ledeb.) Ledeb., *A. koreana* (Kom.) Kom.

Материал для изучения брали с гербарных образцов в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Зрелые плодики размачивали в смеси глицерина, этанола и воды (1 : 1 : 1). Срезы делали на замораживающем микротоме или от руки бритвой, затем окрашивали сафранином. Образцы сопоставляли по следующим признакам: число слоев перикарпия и спермодермы, степень их облитерации, развитие механических тканей и пигментного слоя, размер и форма клеток.

Апокарпный плод рода *Atragene*, как и рода *Clematis*, — многоорешек (Левина, 1961). Его плодики — орешки, как это часто бывает в случае сухого односеменного плода или плодика, характеризуются плотным прилеганием спермодермы к перикарпию. Существует определенная взаимосвязь в развитии этих структур (Эсау, 1969; Берестецка, 1984). В ходе нашего исследования установлено, что в строении перикарпия и семенной кожуры видов рода *Atragene* имеется ряд особенностей (рис. 1): в перикарпии всегда четко выражен эндокарпий — внутренний прилегающий к семенной кожуре слой, сложенный клетками склеренхимы; экзокарпий состоит из 1—2 слоев плотно прилегающих друг к другу клеток с несколько утолщенными стенками; в клетках мезокарпия, как правило, откладывается вещество темно-бурого цвета (пигментный слой).

Исследованные виды имеют следующие наиболее существенные различия в строении перикарпия и спермодермы.

A. alpina (рис. 1, *A*). Перикарпий из 5—6 слоев клеток, а степень облитерации спермодермы невелика.

A. ochotensis (рис. 1, *B*). Наименьшее число слоев в перикарпии (3, реже 4) и наибольшая степень облитерации спермодермы. Вследствие этого у его ореш-

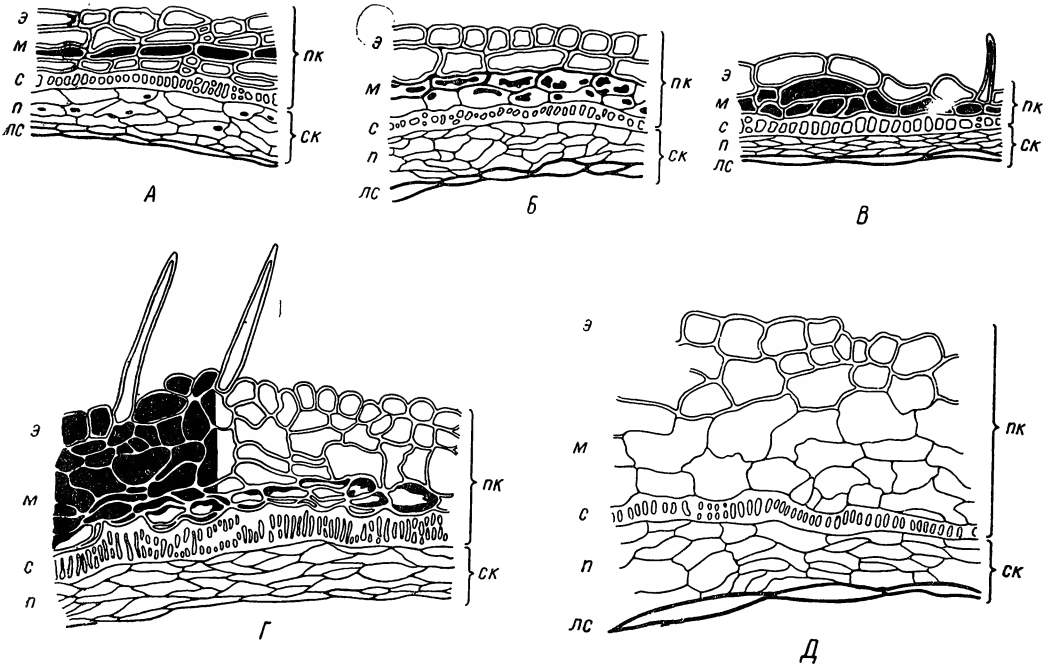


Рис. 1. Строение семенной кожуры и перикарпия (поперечный срез) видов рода *Atragene*.

А — *A. alpina*, *Б* — *A. sibirica*, *В* — *A. ochotensis*, *Г* — *A. koreana*, *Д* — *A. macropetala*. *пк* — перикарпий, *э* — экзокарпий, *м* — мезокарпий, *с* — склеренхима (эндокарпий), *п* — паренхима спермодермы, *лс* — лигнифицированный слой спермодермы, *ск* — спермодерма (семенная кожура).

ков наименьшая суммарная толщина перикарпия и спермодермы. Слои перикарпия четко различаются по размеру и форме клеток, толщине их оболочек.

A. sibirica (рис. 1, *Б*). Более близок *A. alpina*, чем *A. ochotensis*: число слоев в перикарпии у него такое же, как у *A. alpina*, а степень облитерации спермодермы, как правило, более значительная. Поэтому в некоторых случаях перикарпий в 2—3 раза толще семенной кожуры. Общий уровень облитерации заметно меньше, чем у *A. ochotensis*.

Для этих трех видов общим является то, что перикарпий не содержит более 5 (редко 6) слоев, ясно выражены экзокарпий и пигментный слой в мезокарпии. Два других вида имеют в перикарпии 6—8, реже 9 слоев, их экзокарпий и мезокарпий не всегда четко дифференцированы.

A. macropetala (рис. 1, *Д*). У этого вида в сравнении с другими изученными перикарпий по толщине в наибольшей степени преобладает над спермодермой (иногда в 4—4.5 раза) и сравнительно слабо — по отношению к паренхиме, у него развита механическая ткань.

A. koreana (рис. 1, *Г*). Наиболее крупные клетки склеренхимы образуют мощный механический тяж, и при этом очень слабо выражено одревеснение внутреннего механического слоя спермодермы. Экзокарпий и почти весь мезокарпий заполнены темно-бурым пигментом.

Эти данные позволяют выделить у представителей рода *Atragene* 3 линии, различающиеся особенностями строения перикарпия и семенной кожуры. Первая представлена *A. alpina* и близкими к ней *A. ochotensis* и *A. sibirica*, составляющими одну цельную группу, в которой специализация идет в направлении уменьшения числа слоев в перикарпии; причем наиболее продвинут в этом отношении *A. ochotensis*, достигший наибольшей степени редукции и облитерации, четкой морфологической дифференциации слоев (рис. 1, *В*). У *A. koreana* и *A. macropetala* редукции числа слоев не происходит. Эти 2 вида значительно различаются распределением защитной функции между тканями перикарпия и спермодермы. Так, у *A. macropetala* слабое относительно паренхимы развитие склеренхимы эндокарпа, состоящей из мелких клеток, компенсируется главным образом крупными лигнифицированными клетками нижнего

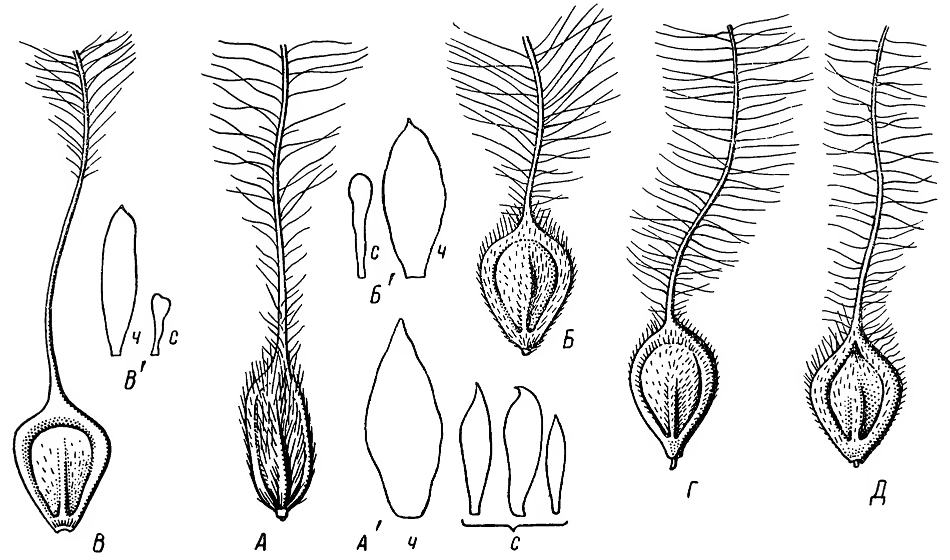


Рис. 2. Форма и размер стаминодиев и чашелистиков, форма и опушение орешков видов рода *Atragene*.

А, *А'* — *A. macropetala*; *Б*, *Б'* — *A. ochotensis*; *В*, *В'* — *A. sibirica*; *Г* — *A. alpina*; *Д* — *A. koreana*. *ч* — чашелистики, *с* — стаминодии.

слоя семенной кожуры (2-я линия) и в меньшей степени — утолщением клеточных стенок в мезокарпии. У *A. koreana* механическая ткань в спермодерме не развита и защитная функция полностью выполняется перикарпием (3-я линия). При этом заметно утолщаются не только стенки клеток эндокарпия, наиболее развитого среди изученных видов, но и мезо-, и экзокарпия, трудно различимых у этого вида.

Различия между группами, выделяемыми на основе различий в анатомии плодов, также проявляются и по другим таксономическим признакам. Так, *A. macropetala* отличается от всех остальных видов не только по исследованным признакам, но и по форме и размерам стаминодиев (рис. 2). *A. koreana*, наряду со своеобразным строением перикарпия, имеет наименее расчлененную пластинку листа с округлыми, почти цельнокрайными долями (у других видов листочки ланцетные, пильчатозубчатые по краю), а его пыльцевые зерна со скульптурой, не отмеченной у других представителей рода (Тарасевич, Серов, 1986). Виды группы *A. alpina* сходны по морфологии листа, цветка и орешка (рис. 2). Это вызывает определенные трудности при их разграничении; причем *A. sibirica* иногда рассматривают как подвид *A. alpina* (Tutin, 1964), с которым она имеет большое сходство в строении перикарпа. Однако *A. sibirica* отличают белая окраска чашелистиков и отсутствие специализированных цветоносных побегов (Барыкина, Чубатова, 1983). В то же время *A. alpina* и *A. ochotensis*, определенно различающиеся числом слоев в перикарпии, имеют голубые или лиловые цветки, для этих видов характерно образование укороченных цветоносных побегов. Кроме того, виды группы различаются соотношением длины стаминодиев и чашелистиков (рис. 2).

Как считают Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова (1984), синецветковые виды рода *Atragene* по своей экологии относятся к темнохвойной лесной группе видов горного происхождения, а разрыв их ареалов на большую часть Сибири и Восточной Европы соответствует времени пребореальной флоры. *A. sibirica* — вид светлохвойных лесов, вышедший из состава темнохвойной тайги, полностью освоил новую экологическую нишу. Это позволило ему распространиться на значительных территориях Сибири и Восточной Европы, заполняя разрыв между ареалами *A. alpina*, произрастающей в Пиренеях, Альпах, на Балканах и Карпатах, и *A. ochotensis*, распространенной в Забайкалье и на Дальнем Востоке. На наш взгляд, ни один из этих трех близких видов нельзя считать переходным между двумя другими. Отсутствие переходных форм (интерградаций не позволяет рассматривать эти таксоны в ранге подвида или разновидности

Полученные нами данные по анатомическому строению перикарпия и семенной кожуры представителей рода *Atragene*, рассматриваемые в единстве с другими диагностическими признаками, дают возможность заключить, что 5 исследованных видов можно разделить на 3 группы, которым мы придаем таксономический ранг ряда (series). Две из них содержат по одному виду (*A. macropetala* и *A. koreana*), каждый из которых представляет особую линию в составе рода. Третья группа включает *A. alpina*, *A. sibirica* и *A. ochotensis*.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П., *Чубатова Н. В.* Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 6, с. 25—33. — *Берестецка Т. Б.* Порівняльно-морфологічний аналіз перикарпію і спермодерми деяких видів роду *Clematis* L. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 3, с. 36—40. — *Левина Р. Е.* О классификации и номенклатуре плодов. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 4, с. 488—495. — *Малышев Л. И.*, *Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с. — *Тарасевич В. Ф.*, *Серов В. П.* Морфология и ультраструктура пыльцы родов *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) в связи с их систематикой — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1491—1501. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Fang Ming-yuan.* Genus *Clematis* sect. *Atragene* (L.) DC. — In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol. 28. Beijing, 1980, p. 133—139. — *Keener C.*, *Dennis M.* The subgeneric classification of *Clematis* (*Ranunculaceae*) in North America north of Mexico. — Taxon, 1982. vol. 31, N 1, p. 17—21. — *Pringle J.* Taxonomy and distribution of *Clematis* section *Atragene* (*Ranunculaceae*) in North America. — Brittonia, 1971, vol. 23, N 3, p. 361—393. — *Tamura M.* Notes on *Clematis* of Eastern Asia. 3. — Acta Geobot. Phytotaxon., 1956, vol. 16, N 3. p. 28—36. — *Tutin T. G.* Genus *Clematis.* — In: Flora Europeae. Vol. 1. Cambridge, 1964, p. 221—222.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VI 1985.

УДК 581.48 : 631.542

Бот. журн., т. 72, № 4

М. Г. Николаева, Л. М. Поздова, Е. Н. Полякова, Т. В. Далецкая, М. В. Разумова, Г. А. Фирсов

ИЗУЧЕНИЕ ВОЗМОЖНОСТИ УСКОРЕННОГО ПРОРАЩИВАНИЯ СЕМЯН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ С ГЛУБОКИМ ПОКОЕМ

M. G. NIKOLAEVA, L. M. POZDOVA, E. N. POLYAKOVA, T. V. DALETSKAYA, M. V. RASUMOVA, G. A. FIRSOV.
A STUDY ON THE POSSIBILITY IN THE RAPID SEED GERMINATION OF WOODY PLANTS WITH DEEP DORMANCY

У 11 видов древесных растений исследовали температурные условия нарушения глубокого покоя семян, а также возможность ускоренного их проращивания с помощью фитогормонов, ТМ и ДМСО.[1] Показано, что у семян видов родов *Acer* и *Sorbus*, глубокий покой которых ослабляется под воздействием К, применение ДМСО и особенно дополнительная обработка ТМ усиливают стимулирующее действие гормона, ускоряя нарушение покоя на холоде и вызывая прорастание в тепле не только семян без околоплодника, но и в околоплоднике. Выявлено, что у некоторых видов ДМСО отдельно и совместно с ТМ оказывает действие, аналогичное К. Стимуляцию прорастания покоящихся семян видов *Fraxinus* и *Ptelea* наблюдали под влиянием ГК. Применение ТМ и ДМСО у семян этих видов не дает эффекта, а в некоторых случаях тормозит действие гормона или вызывает ненормальный рост.

Прорастание семян большинства видов древесных дикорастущих и культурных растений умеренного пояса осложнено наличием у них глубокого физиологического покоя, поэтому поиск методов ускоренного проращивания является актуальной задачей, особенно при работе по размножению интродуцентов, у которых естественное семенное возобновление, как правило, значительно снижено.

---

[1] Сокращения: ТМ — тиомочевина, ДМСО — диметилсульфоксид, К — кинетин, ГК — гибберелловая кислота.

Глубокий физиологический покой обусловливается состоянием пониженной функциональной активности зародыша и тормозящим действием тканей, непосредственно его окружающих (семенной кожуры у одних видов, эндосперма или перисперма — у других). Остальные покровы семени или плода в большей или меньшей степени также затрудняют прорастание семян, находящихся в физиологическом покое. Известно, что нарушение физиологического покоя происходит под влиянием холодной стратификации при температуре от 0 до 5—7°. Длительность ее определяется видовой спецификой, глубиной покоя, условиями формирования и степенью зрелости семян, а также режимом стратификации; она колеблется обычно от 3 до 7 мес, иногда и больше.

Давно делаются многочисленные попытки заменить или хотя бы сократить время предпосевной подготовки гормональными обработками. Установлено, что обработка гиббереллинами, а иногда цитокининами вызывает прорастание семян, находящихся в неглубоком покое. Обработкой ГК удалось заменить холодную стратификацию семян *Fraxinus pennsylvanica*, но при условии удаления околоплодника. В последние годы появляется все больше сведений о том, что с помощью ГК можно сократить время холодной стратификации семян, находящихся в глубоком покое, а в ряде случаев (виды рода *Impatiens*) расширить диапазон температур, при котором они приобретают способность прорастать (Разумова, Николаева, 1981), и даже вообще заменить (виды рода *Trollius*) длительную стратификацию (Николаева и др., 1985). У семян различных видов рода *Acer*, которые нуждаются в 3—4-месячной стратификации при 0—3°, двухдневное намачивание в растворе цитокининов при условии удаления околоплодника вызывает быстрое (примерно 50 %-е) прорастание в тепле. Оно начинается с разрастания семядолей, и только позднее развивается корень (Николаева и др., 1973). У семян *F. pennsylvanica* прорастание семян в околоплоднике под влиянием обработки ГК составило всего около 30 % (Николаева, 1967); у семян некоторых видов родов *Sorbus* и *Euonymus* значительную стимуляцию прорастания удается вызвать обработкой ГК, а затем К (Николаева и др., 1973, 1985).

К сожалению, семена далеко не всех видов, характеризующихся сходным типом покоя, положительно и достаточно сильно реагируют на испытанные гормональные воздействия. Неоднократно предпринимали попытки усилить действие гормонов на прорастание покоящихся семян. Особенно много опытов проводили с семенами кленов, у которых предварительно удаляли околоплодник (Разумова, Николаева, 1981). Среди большого числа испытанных веществ некоторое усиление действия К на семена *Acer tataricum* оказывал этилен. Наиболее сильный эффект был получен при обработке К в сочетании с 1 %-й ТМ. Добавление ТМ не только повысило процент прорастания, но и нормализовало его. Однако вызвать прорастание семян в околоплоднике, т. е. в том виде, в котором они распространяются в природе, до сих пор не удавалось.

Среди возможных причин отсутствия стимулирующего действия цитокининов на прорастание семян кленов в околоплоднике наиболее вероятной является препятствие покровов проникновению гормона к зародышу. Затруднение поступления К к зародышу было продемонстрировано на семенах *A. tataricum* (Разумова, Николаева, 1981). E. Tomaszewska (1980) сообщила, что обработка раствором бензиламинопурина под вакуумом вызывает прорастание семян *A. platanoides* в околоплоднике. Однако в наших опытах такая обработка не дала эффекта. Более удачной оказалась попытка усилить проникновение К к зародышу с помощью ДМСО (Поздова, 1986). Было установлено, что в присутствии ДМСО прорастание семян *A. tataricum* (без околоплодника) происходит под влиянием К в концентрации, в 5 раз меньшей, чем обычно применяемая. Дополнительная обработка ТМ при этом значительно усиливает действие К, увеличивая число проросших семян без околоплодника при 18—20°. Более того, такое воздействие способствовало также прорастанию части семян в околоплоднике при 9—10° и ускорению нарушения их покоя при 0—3°. Полученные

Данные дали основание исследовать возможность преодоления глубокого покоя с помощью обработки семян фитогормонами с дополнительным введением ТМ и ДМСО. Для этой цели в опыт были взяты семена древесных растений, различающихся по глубине физиологического покоя и по реакции на обработку цитокининами и гиббереллинами.

Материал и методика

Исследовали семена в околоплоднике (в отдельных опытах и без околоплодника) 3 видов рода *Acer*, 2 видов рода *Fraxinus* и 1 вида рода *Ptelea*, а также семена 5 видов рода *Sorbus*. Семена после предварительного набухания в течение 2—7 сут обрабатывали К (500 мг/л), ГК (100 или 500 мг/л), либо сначала ГК, а затем К. Гормоны использовали в водном растворе или в растворе 10- или 20 %-го ДМСО, наряду с этим испытывали действие дополнительной обработки 1- или 2 %-м водным раствором ТМ. В ряде опытов были введены варианты, в которых семена обрабатывали только раствором ДМСО и ТМ отдельно или вместе. Во всех случаях в каждом растворе семена находились по 2 сут. Обработанные и контрольные семена проращивали при 0—3, 9—10 и 18—20° в чашках Петри по 15—25 шт в 3 повторностях.

Результаты и их обсуждение

Семена в околоплоднике исследованных видов рода *Acer* для прорастания нуждаются в стратификации при 0—3° в течение от 3 до 5 мес (табл. 1). Лишь семена *A. negundo* прорастают на 25 % и при 9—10°. Обработка водным раствором К при 18—20° вызывала прорастание части семян всех исследованных видов. Оно начиналось с разрастания семядолей, и только позднее трогался в рост корень. Проращивание семян после обработки К при пониженной температуре и добавлении ТМ и ДМСО дали значительный эффект, неодинаковый у разных видов.

У семян *A. ginnala*, которые характеризуются промежуточным физиологическим покоем, несколько осложненным присутствием околоплодника, раствор К в воде и ДМСО немного ускорял выход из состояния покоя при 0—3°. Гораздо более сильное действие оказывала дополнительная обработка ТМ: уже через 70 сут прорастали 72—88 % семян.

Обработка К, растворенным как в воде, так и в ДМСО, вызывала прорастание при 9—10° около 50 % семян в течение 40 сут. И в этих условиях дополнительное сильное стимулирующее действие оказало выдерживание семян в растворе 2 %-й ТМ после их обработки К: уже за 20 сут прорастание достигло 68—87 %. При 18—20° обработка водным раствором К вызвала небольшое и вначале ненормальное прорастание. Применение К в 20 %-м ДМСО несколько повысило процент и нормализовало ход прорастания. Однако прорастание в тепле происходило гораздо успешнее, если после намачивания в К семена обрабатывали ТМ. При этом уже за 20 сут прорастали 60—70 % семян. Из этих опытов следует, что применение К в ДМСО практически не дает эффекта по сравнению с водным раствором К. Между тем ТМ оказывает сильное дополнительное действие.

Большой интерес представляет тот факт, что обработка семян *A. ginnala* чистыми растворами ТМ или ДМСО сама по себе вызывала явную стимуляцию прорастания при 0—3°. Иная реакция на такую обработку наблюдалась при температуре, неблагоприятной для нарушения покоя. При 18—20° эти вещества вообще не способствовали прорастанию, а при 9—10° происходило быстрое прорастание значительной части семян, обработанных ТМ. Однако нормальные на вид проростки были нежизнеспособны и при переносе в тепло погибали. Между тем совместное действие этих веществ (ДМСО, затем ТМ) не только резко стимулировало прорастание семян при 0—3°, но вызывало нормальное прорастание при 9—10 и даже при 18—20°.

Семена *A. tataricum* с глубоким физиологическим покоем при проращивании при 0—3 и 9—10° реагировали на обработку так же, как семена *A. gin-*

ТАБЛИЦА 1

Прорастание (%) семян видов рода *Acer* в околоплоднике при разной температуре под влиянием обработки К, ТМ и ДМСО

Температура, °С	Время, сут	Вода	К	К + ТМ	$\frac{\text{К}}{\text{ДМСО}}$	$\frac{\text{К}}{\text{ДМСО}}$ + + ТМ	ТМ	ДМСО	ДМСО + + ТМ
				A. ginnala					
0—3	40	0	0	0	0	6±0	0	0	0
	70	0	0	88±7	15±5	72±6	30	55	70
	90	38±7	55±7	88	70±10	80±5	70	85	90
	120	70±5	87±2	88	80±5	80	70	85	91
9—10	10	0	0	30±3	0	43±3	0	0	0
	20	0	0	68±7	31±5	87±2	0	0	50
	40	0	57±2	78±2	48±7	92±2	40[1]	0	60
	70	0	57	95	52	92		0	70
18—20	10	0	0	43±7	0	57±2	0	0	0
	20	0	25±3	62±2	38±6	70±3	0	0	25±0
	40	0	25[2]	68±2	42±7[3]	73±2	0	0	25
				A. tataricum					
0—3	60	0	0	38±3	0	35±5	8	0	25±0
	100	13±2	53±2	88±3	55±0	85±0	63±2	5±0	90±0
	130	70±10	87±2	93±2	77±3	90±0	95±0	40±5	95±0
9—10	15	0	0	23±7	0	18+3	0	—	7±3
	30	0	5±2	80±0	0	85±0	0	—	68±3
	60	0	20±5	80±0	15±5	85±0	7±3	—	68±0
	100	0	30±5	—	40±5	—	25±5	—	—
18—20	15	0	0	0	0	10±0	0	0	0
	30	0	5±0	23±7	5±0	23±5	0	0	0
	60	0	20±10[2]	25±5	5±0	25±5	0	0	0
				A. negundo					
0—3	20	23±3	45±0	68±7	35±3	40±0	0	0	40
	40	28±2	65±6	73±4	52±10	88±2	0	0	100
	80	28	65	73	55	93	0	0	—
	150	50	—	—	55	93	0	0	—
9—10	20	25±5	57±2	58±5	38±8	75±0	85[1]	0	70
	40	25	60±0	58	45±5	78±2	—	0	75
18—20	20	0	20±5	27±7	0	23±6	0	0	30
	40	0	20	28	0	23	0	0	30

Примечание. Концентрации: К — 500 мг/л, ТМ — 2 %-я, ДМСО — 20 %-й.

[1] Проростки нежизнеспособны и быстро погибают.

[2] Прорастание начинается с разрастания семядолей.

[3] Прорастание на 50 сут.

nala. При более высокой температуре реакция семян этого вида на примененные воздействия была гораздо более слабой.

Семена *A. negundo* характеризуются менее глубоким, так называемым промежуточным покоем, осложненным присутствием околоплодника. Они заключены в более плотный, чем у других видов клена, кожистый околоплодник с одревесневшим швом. В условиях холодной стратификации (0—3°) их прорастание очень растянуто. К в воде и в ДМСО, а также К с ТМ сильно стимулировали прорастание семян при 0—3 и 9—10°. Обработка семян одной ТМ препятствовала прорастанию при 0—3°, не давала эффекта при 18—20, а при 9—10° вызывала (так же, как и у других видов клена) быстрое прорастание и появление большого числа проростков, нормальных на вид, но не жизнеспособных. Обработка только ДМСО не давала эффекта ни при какой температуре, и, более того, применение его как растворителя К даже несколько снижало действие гормона. Однако обработка ДМСО, а затем ТМ оказала очень сильное действие при 0—3 и 9—10 и слабое при 18—20°. Сходные результаты были получены при 0—3 и 9—10° в варианте К в ДМСО+ТМ. Важно отметить, что обработки семян *A. negundo*, физиологический покой которых, так же как и семян *A. ginnala*, сравнительно неглубок, дают, однако, лишь незначительный эффект в тепле (18—20°). Единственное объяснение этому мы видим в препятствии со стороны гораздо более плотного околоплодника, в который заключены семена *A. negundo*.

Таким образом, у семян исследованных видов рода *Acer* не только без околоплодника, но и в околоплоднике обработкой К+ТМ можно значительно сократить длительность холодной стратификации и вызвать прорастание даже при 9—10, а у *A. ginnala* — и при 18—20°. Использование 20 %-го ДМСО в качестве растворителя К в большинстве случаев не дало дополнительного эффекта или он был незначителен.

Применение ТМ или ДМСО без гормона явно стимулировало выход из состояния покоя семян *A. ginnala* в околоплоднике. На семена *A. tataricum* такое действие оказала только ТМ, а у семян *A. negundo* обработка этими веществами тормозила прорастание при 0—3°. При более высокой температуре (9—10°) ТМ иногда вызывает вспышку прорастания, которое, однако, носит явно ненормальный характер, так как появившиеся проростки нежизнеспособны и быстро погибают. Между тем сочетание ДМСО и ТМ дает такой же стимулирующий эффект, как и сочетание К и ТМ. Из этого следует, что ДМСО не столько усиливает проникновение через покровы гормона, сколько оказывает собственное физиологическое действие, которое проявляется большей частью при совместном действии с ТМ.

Семена *Fraxinus viridis* и *F. pennsylvanica* без предварительной холодной стратификации не прорастают в тепле даже после удаления околоплодника. Ранее было установлено (Николаева, 1967), что обработка семян *F. pennsylvanica* без околоплодника раствором ГК (250—500 мг/л) вызывает прорастание большей части семян в тепле без всякой стратификации. Наши опыты показали, что обработка ГК семян *F. viridis* без околоплодника оказывает такое же действие: после обработки раствором 100 мг/л через 15 сут проросли 27 % семян, а при использовании концентрации 500 мг/л — 75 %, в то время как в контроле даже за 30 сут проросли лишь 10 %. Использование в качестве растворителя гормона 10 %-го ДМСО практически не оказывает дополнительного стимулирующего действия. Более того, в этих условиях 12—15 % семян дают ненормальные проростки: зародыш трогается в рост и прорывает окружающие покровы, но к дальнейшему росту не способен. В таком состоянии эти проростки остаются длительное время, а затем погибают.

У семян обоих видов в околоплоднике, как необработанных, так и обработанных раствором ГК в воде и в 20 %-м ДМСО или чистым раствором 20 %-го ДМСО и находившихся в течение 3 мес при 0—3 или 9—10°, наблюдалось лишь единичное прорастание. Более интересные результаты были получены при проращивании семян этих видов в околоплоднике при 18—20°. Обработку произ-

ТАБЛИЦА 2

Прорастание (%) семян *Fraxinus viridis* в околоплоднике при 18—20° под влиянием обработок ГК (500 мг/л) и ТМ (2 %)

Условия набухания семян перед обработкой	Время наблюдений после обработок, сут	Вода	ГК	ГК + ТМ	$\frac{\text{ГК}}{\text{ДМСО 10 \%}}$ + ТМ
2 сут, 18—20°	15	0	0	—	0
	30	0	0	—	57±7[1]
15 сут, 18—20°	15	0	17±2	0	13±3
	30	0[2]	25±5[2]	0[2]	35±0[1]
15 сут, 0—3°	15	0	30±10	42±2	5±5
	30	0	56±2	50±5	27±3[1]

[1] 10—35 % прорастали ненормально.

[2] Загнивание от 40 до 60 % семян.

ТАБЛИЦА 3

Прорастание (%) семян *Fraxinus pennsylvanica* в околоплоднике при 18—20° за 45 сут после обработок К (500 мг/л), ГК (500 мг/л), ТМ (2 %) и ДМСО (20 %)

Условия набухания семян перед обработкой	Вода	К	К + ТМ	ГК	ГК + ТМ	ГК/ДМСО
2 сут, 18—20 °	0	17±3	5±5	30±0	0[1]	15±5
15 сут, 0—3°	0	15±5	0	68±8	0	0[1]

[1] Загнивание от 40 до 60 % семян.

водили после 2 и 15 сут намачивания семян при 18—20°, а также после 15 сут выдерживания их при 0—3°, т. е. после частичной стратификации. В опытах с семенами *F. viridis* (табл. 2) обработка растворами ГК в воде и в 20 %-м ДМСО после 2 сут предварительного намачивания не стимулировала прорастания. Однако после намачивания семян в тепле и на холоде в течение 15 сут под влиянием ГК удалось вызвать прорастание у 25—56 %. У *F. pennsylvanica* (табл. 3) обработка ГК вызывала некоторую стимуляцию прорастания семян в околоплоднике и после 2 сут набухания при 18—20°. Но особенно сильная стимуляция наблюдалась при обработке ГК семян обоих видов после пребывания в течение 15 сут при 0—3°. Дополнительная обработка ТМ не сказалась на прорастании семян *F. viridis* и подавляла его у семян *F. pennsylvanica.* Отрицательные результаты были получены при обработке семян ГК, растворенной в 20 %-м ДМСО, с последующей дополнительной обработкой ТМ: наблюдалось массовое загнивание семян. Между тем в варианте ГК в 10 %-м ДМСО+ТМ (табл. 2) наблюдалось довольно значительное прорастание семян *F. viridis* (за 30 сут 27—57 %). При снижении концентрации ГК до 100 мг/л за 30 сут наблюдалось такое же прорастание. Однако у большей части семян, так же как и у семян без околоплодника, прорастание было ненормальным: зародыш, прорвав покровы, сразу прекращал рост. Попытка стимулировать прорастание семян в околоплоднике *F. pennsylvanica* (табл. 3) раствором К в воде и в 20 %-м ДМСО оказалась малоэффективной.

Таким образом, у исследованных видов рода *Fraxinus* эффективным средством стимуляции прорастания семян в околоплоднике без стратификации является обработка водным раствором ГК после кратковременного выдерживания их на холоде. ДМСО при этом действует подавляюще: в 20 %-м ДМСО рост не наблюдается вообще, а в 10 %-м рост начинается, но затем останавливается. По-видимому, 10 %-й раствор ДМСО так же, как и ГК, стимулирует рост зародышей покоящихся семян видов рода *Fraxinus.* Однако это действие проявляется, пока зародыш находится внутри семени, в условиях затрудненного доступа кислорода. После того как корешок прорывает покровы и попадает в атмосферу, богатую кислородом, ДМСО в отличие от ГК ингибирует дальнейший рост зародыша.

Сведения об условиях прорастания семян *Ptelea trifoliata* весьма скудны (см.: Николаева и др., 1985). Опыты проводили с семенами после 1, 2 и 3 мес сухого хранения. В околоплоднике семена даже после обработки их К (500 мг/л) или ГК (500 мг/л) в водном растворе и в ДМСО не прорастали ни в тепле (18—20°), ни в условиях стратификации при 0—3° в течение 11 мес. Удаление околоплодника не способствовало прорастанию семян в тепле. Семена без околоплодника выходили из покоя в течение 4—5.5 мес холодной стратификации (табл. 4). Обработка ГК заметно ускоряла процесс нарушения покоя при 0—3°. Применение ДМСО в качестве растворителя ГК не дало достоверного дополнительного эффекта, но при этом не было отмечено и ненормального роста. Обработка К полностью тормозила выход семян из состояния покоя.

Семена видов рода *Sorbus* выходят из состояния покоя только под влиянием стратификации при температуре не выше 3°. На семенах трех видов

ТАБЛИЦА 4

Прорастание семян *Ptelea trifoliata* без околоплодника при 0—3° после разных сроков сухого хранения под влиянием обработок ГК (500 мг/л) и ДМСО (20 %)

Время наблюдений после обработки, сут	Прорастание (%) после разных сроков хранения и разных обработок [1]									
	околоплодник удалялся с набухших семян после							околоплодник удалялся с сухих семян после 3 мес хранения		
	1 мес хранения			2 мес хранения			3 мес хранения			
	вода	ГК	ГК/ДМСО	вода	ГК	ГК/ДМСО	вода	вода	ГК	ГК/ДМСО
30	0	0	27±6	0	22±5	36±10	0	0	0	0
60	1	32±8	56±3	14±5	46±8	60±4	0	0	30±5	20±3
90	35±8	82±6	—	36±5	—	62±4	15	0	71±5	51±3
120	82±5	—	—	77±6	—	—	45	0	—	—
170	—	—	—	—	—	—	62	11 [2]	—	—

[1] Непроросшие семена во всех вариантах опытов загнили.

[2] Спустя 190 сут проросли 42±9 % семян.

(*S. aucuparia*, *S. sibirica* и *S. gracilis*) было установлено, что ГК не оказывает заметного действия на прорастание. Обработка К ускоряет выход семян *S. sibirica* из состояния покоя при 0—3 и вызывает прорастание некоторой части семян всех исследованных видов при 9—10° (табл. 5). Обработка сначала ГК, а затем К вызывала при 0—3° сильнейшее ускорение прорастания семян *S. aucuparia*, несколько более слабое — семян *S. sibirica* и действовала почти так же, как и обработка одним К, на семена *S. gracilis*. При 9—10°, т. е. в условиях, не благоприятных для выхода семян рябины из состояния покоя, обработка ГК весьма заметно усилила последующее действие К на семена всех исследованных видов. Дополнительное выдерживание семян в 1%-м растворе ТМ в той или иной мере усиливало действие фитогормонов при 0—3 и 9—10°. Более того, на *S. sibirica* было установлено, что обработка семян ГК+К+ТМ вызывает прорастание при 18—20°, так же как и при 9—10 (за 70 сут проросли 68 % семян), поэтому в дальнейших опытах с семенами рябины приме-

ТАБЛИЦА 5

Прорастание (%) семян видов рода *Sorbus* при разной температуре под влиянием обработки фитогормонами и ТМ (ГК 100 мг/л, К 500 мг/л, ТМ 1 %)

Варианты обработок	Время наблюдений после обработок (сут) при температуре						
	0—3°				9—10°		
	50	70	120	200	25	50	70
S. aucuparia							
Вода	0	0	0	10	0	0	0
К	0	0	0	5±2	0	47±6	—
ГК+К	27±4	97±4	—	—	0	77±4	—
ГК+К+ТМ	11±4	97±6	—	—	31±2	97±4	—
S. sibirica							
Вода	0	0	70±2	78±2	0	0	0
К	5±2	52±6	85±4	—	7±4	36±4	43±2
ГК+К	16±3	76±5	99±2	—	16±3	64±4	70±2
ГК+К+ТМ	25±5	85±4	100	—	31±6	60±8	72±8
S. gracilis							
Вода	8±4	22±6	64±4	94±2	4±0	4±0	4±0
К	24±4	34±6	70±6	95±2	12±0	20±4	20±4
ГК+К	15±6	42±2	82±2	92±0	26±2	42±2	42±2
ГК+К+ТМ	18±6	46±6	90±0	—	46±0	64±4	64±4

ТАБЛИЦА 6

Прорастание (%) семян видов рода *Sorbus* при различных температурах под влиянием обработки растворами фитогормонов в ДМСО (20 %) и ТМ (1 %)

S. tianschanica

Варианты обработки	Время наблюдений после обработки (сут) при температуре										
	0—3°				9—10°				18—20°		
	10	30	70	120	10	30	70	120	10	30	70
Вода	0	0	0	0[1]	0	0	0	0	0	0	0
ГК+К+ТМ	5±2	80±2	100	—	20±5	88±6	93±7	100	—	—	—
$\frac{\text{ГК}}{\text{ДМСО}}+\frac{\text{К}}{\text{ДМСО}}+$ + ТМ	0	35±2	74±4	83±4	0	20±2	56±8	59±9	30±6	80±2	80
ДМСО	0	0	15±7	24±4	—	—	—	—	—	—	—

[1] Прорастание началось спустя 200 сут.

S. domestica

Варианты обработки	Время наблюдений после обработки (сут) при температуре						
	0—3°			9—10°			18—20°
	70	85	100	100	130	200	200
Вода	0	15±10	100	25±6	90±6	100	—
ГК+К+ТМ	0	7±4	100	0	20±9	46±17	—
$\frac{\text{ГК}}{\text{ДМСО}}+\frac{\text{К}}{\text{ДМСО}}+$ + ТМ	4	37±4	100	63±7	100	—	0
ДМСО	28	90±5	100	—	—	—	—

нялась такая тройная обработка. Почти у всех исследованных 22 видов она сокращала время стратификации при 0—3 и вызывала прорастание при 9—10° (Николаева и др., 1985). Единственным исключением явились семена *S. domestica*, которые способны выходить из состояния покоя как при 0—3, так и при 9—10°. Обработка семян этого вида гормонами в сочетании с ТМ давала отрицательный эффект (табл. 6).

Исследование действия ДМСО проводили на семенах *S. tianschanica* и *S. domestica* (табл. 6). Обработка водными растворами гормонов в сочетании с ТМ вызывала сильную стимуляцию прорастания семян первого вида и не повлияла на семена второго. Обработка семян *S. tianschanica* растворами гормонов в 20 %-м ДМСО не дала положительных результатов при 0—3 и 9—10° и даже несколько задержала прорастание. В то же время она вызвала их прорастание при 18—20°. У семян *S. domestica* использование в качестве растворителя гормонов ДМСО оказало слабое положительное действие при 0—3 и явно стимулировало его при 9—10, однако не способствовало прорастанию при 18—20°.

Большой интерес представляет тот факт, что воздействие 20 %-м ДМСО стимулировало нарушение покоя при 0—3° небольшого числа семян *S. tianschanica* и на 15 сут ускорило прорастание семян *S. domestica*. Таким образом, ДМСО у некоторых видов рябины усиливает стимулирующее действие фитогормонов в сочетании с ТМ и, более того, сам ускоряет выход семян из состояния покоя.

Проведенная работа позволила выявить некоторые новые способы усиления действия гормональных обработок, а также новые пути стимуляции прорастания покоящихся семян ряда видов. На примере двух родов (*Acer*, *Fraxinus*) показано, что применением гормонов в сочетании с некоторыми другими веществами можно сокращать и даже вообще заменить длительную холодную стратификацию не только семян, лишенных околоплодника, но и семян в невскрывающихся плодах.

У видов рода *Acer* применение цитокининов (в наших опытах — К) стимулирует прорастание части семян без околоплодника при 18—20°. Гораздо слабее такая обработка действует при этой же температуре проращивания на семена в околоплоднике. При проращивании семян в околоплоднике при 0—3 и 9—10° К также оказывает явное стимулирующее действие. Внесение ТМ значительно усиливает действие К и нормализует прорастание. Обработка одной ТМ не сказывается на прорастании при 0—3, а при 9—10° вызывает быстрое и дружное прорастание. Однако проростки нежизнеспособны и быстро погибают.

Семена видов родов *Fraxinus* и *Ptelea* без околоплодника выходят из состояния покоя под влиянием ГК. Присутствие околоплодника замедляет действие гормона. Наилучшие результаты дала обработка семян в околоплоднике обоих видов рода *Fraxinus* после 15 сут предварительного выдерживания их при 0—3°, т. е. частичной холодной стратификации. Дополнительное внесение ТМ никак не сказалось на прорастании семян *F. viridis*, а на семена *F. pennsylvanica* оказало сильное тормозящее действие.

У семян видов рода *Sorbus* добавление к гормонам ТМ, так же как и у семян видов рода *Acer*, оказало стимулирующее действие, т. е. ТМ действует положительно в сочетании с К в тех случаях, когда К является основным стимулирующим гормоном. Обработка ТМ не дает эффекта в сочетании с ГК или К у видов, положительно реагирующих на обработку гиббереллинами.

Применение ДМСО в сочетании с гормонами у большинства исследованных видов не дало существенного ускорения прорастания, а иногда оказывало отрицательное действие. У семян рода *Fraxinus*, например, сочетание ГК и ДМСО с ТМ стимулировало прорастание семян, но, как только зародыш прорывал покровы, его рост прекращался. Однако обработка семян одним водным раствором ДМСО может приводить к стимуляции прорастания покоящихся семян. У семян некоторых видов родов *Acer* и *Sorbus* двухдневное намачивание в 20 %-м ДМСО ускоряло ход стратификации и вызывало прорастание покоящихся семян при 9—10 и даже при 18—20°. У видов рода *Acer* сочетание ДМСО с ТМ вызывало, так же как и сочетание К с ТМ, особенно сильную стимуляцию прорастания покоящихся семян в околоплоднике. Эти факты показывают, что роль ДМСО заключается, по-видимому, не столько в усилении проникновения гормона к зародышу, сколько в собственном физиологическом действии (Sciuchetti, 1967). Таким образом, нами установлено, что ДМСО способствует нарушению покоя семян.

Поиски путей ускорения прорастания покоящихся семян далеко не исчерпываются примененными в настоящей работе веществами. В частности, опыт показал, что обработкой семян *A. tataricum* без околоплодника 1 %-м раствором аскорбиновой кислоты, а затем 1 %-й ТМ можно вызвать 50 %-е прорастание. Необходимо также подчеркнуть, что пока остается необъяснимым факт, что семена разных видов с одинаковым типом покоя и нуждающиеся для преодоления его в холодной стратификации по-разному реагируют на действие гормонов. Представители одних родов отвечают на действие гиббереллинов, других — на действие цитокининов, третьи нуждаются в совместном их действии. Однако в ряде случаев семена разных видов в пределах рода и даже разные образцы семян одного вида неоднозначно реагируют на обработку стимуляторами роста. Выяснение природы действия используемых веществ и причин неоднозначной реакции покоящихся семян растений разных видов является важной теоретической и практической задачей.

ЛИТЕРАТУРА

Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 206 с. — *Николаева М. Г., Далецкая Т. В., Разумова М. В., Кофанова Н. Н.* Действие гиббереллина и кинетина на рост зародышей и прорастание семян бересклета европейского и клена татарского. — Физиология растений, 1973, т. 20, № 4, с. 714—720. — *Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Поздова Л. М.* Нарушение глубокого покоя семян у клена татарского обработкой кинетином в присутствии диметилсульфоксида. — Физиология растений, 1986, т. 33, № 2, с. 338—343. — *Разумова М. В., Николаева М. Г.* Действие гиббереллинов и цитокининов на прорастание семян с разным типом покоя. — В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981, с. 56—75. — *Sciuchetti L. A.* The effects of DMCO alone and when combined with various growth regulators on the growth and metabolic products of Datura spp. — An. N. Y. Acad. Sci., 1967, vol. 141, N 1, p. 139—147. — *Tomaszewska E.* The effectiveness of some growth regulators in breaking dormancy of Norway maple (*Acer platanoides* L.) seeds left in intact samaras. — Arb. Körn., 1980, vol. 25, p. 189—197.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1985.

УДК 58.12 : 581.132 : 582.675.2

Бот. журн., т. 72, № 4

Э. Л. Кайбеяйнен, О. А. Семихатова

ОТНОШЕНИЕ ДЫХАНИЯ К ГРОССФОТОСИНТЕЗУ У РАСТЕНИЙ *OXYRIA DIGYNA* (*POLYGONACEAE*) В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

E. L. KAIPIAINEN, O. A. SEMIKHATOVA. THE RELATIONSHIP BETWEEN RESPIRATION AND GROSSPHOTOSYNTHESIS IN *OXYRIA DIGYNA* (*POLYGONACEAE*) PLANTS DURING VEGETATIVE PERIOD UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS

Для выявления взаимосвязи фотосинтеза и дыхания использованы данные по сезонному изменению гроссфотосинтеза у *Oxyria digyna*. Рассматривается величина отношения дыхательных затрат *R* к гроссфотосинтезу *Pg* у растений в Хибинах и Ленинграде. Результаты не выявили различий ни в характере изменений *R*/*Pg* за период вегетации, ни в значениях этого отношения как у разновозрастных растений, так и у растений из разных районов. В фазу вегетации *R*/*Pg* составляет 0.5—0.7 в зависимости от температуры окружающей среды, достигая минимума 0.46—0.50 в фазу цветения и возрастая во время плодоношения до 0.8—0.9. Обсуждаются возможные причины сходства величины *R*/*Pg* и ее изменений в течение вегетации у однолетних и многолетних растений. Показаны постоянство отношения дыхания к гроссфотосинтезу в период вегетативного роста растений и его нарушение во время генеративного развития. Равные величины у разных видов, возможно, определяются единым планом онтогенеза растений.

Моделирование продукционного процесса требует точного знания не только интенсивности основных его составляющих, прежде всего фотосинтеза и дыхания, но и взаимосвязи между ними. Поэтому вопросы о количественном выражении этой взаимосвязи и о ее механизме находятся сейчас в центре внимания физиологов растений. Вместе с тем их экспериментальное изучение встречается с серьезными трудностями. В газометрических определениях методическая сложность связана с регистрацией нескольких одновременно идущих и противоположно направленных процессов, а также с корректным измерением фотосинтеза в сомкнутом фитоценозе. Биохимический подход осложнен возможностью взаимозаменяемости фотосинтеза и дыхания как источников веществ и энергии для биосинтезов (Семихатова, Заленский, 1982). Обойти эти затруднения в какой-то мере позволяет определение величин гроссфотосинтеза, для которого требуется измерить прирост биомассы растения и темновое дыхание, что методически менее сложно, поэтому результаты измерения гроссфотосинтеза вовлекаются в обсуждение вопроса о взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Рассматриваются величина *R*/*Pg* — отношение дыхательных затрат к гроссфотосинтезу — и ее изменения в различных условиях.

В настоящее время существует представление, что соотношение фотосинтеза и дыхания есть величина постоянная, не зависящая от условий произрастания растений (Коржева, Ниловская, 1985; Чмора, Слободская, 1985). Однако величины *R*/*Pg*, имеющиеся в литературе, значительно различаются между собой. Анализ приведенных в сводке Т. К. Головко (1983) данных для более чем 30 видов травянистых растений показывает, что, во-первых, они дают почти гауссовское распределение случайных величин с максимумом около 0.5; во-вторых, в большинстве своем они представлены единичными измерениями в разные периоды вегетации или суммарными величинами за целый сезон; в-третьих, расчет показателя R/Pg сделан различными авторами по разным методикам. Величины, приведенные в сводке Головко, в основном относятся к культурным растениям, выращенным, как правило, в контролируемых условиях климатических камер. Среди немногих исследований, проведенных в течение всего вегетационного периода, только в одном (Головко, Семихатова, 1980) объектом было многолетнее растение (клевер красный), поэтому данные об изменениях соотношения R/Pg у дикорастущего растения в течение вегетации были бы существенным дополнением к имеющимся сведениям. Исходя из этого, мы выбрали в качестве объекта исследований *Oxyria digyna* и полученные данные об изменениях за период вегетации величин R/Pg в разных условиях произрастания растения представляем в настоящей статье.

Материал и методы

Oxyria digyna (L.) Hill (кисличник двупестичный) — многолетнее травянистое растение из сем. *Polygonaceae*. Этот арктоальпийский циркумполярный вид — один из излюбленных объектов исследования физиологов растений. Хорошая изученность вида, его широкое распространение, приспособленность к пессимальным условиям определили *O. digyna* как объект нашего исследования. Были изучены растения, естественно произрастающие в альпийском поясе гор в Полярно-Альпийском ботаническом саду в Хибинах (1981), а также растения, высаженные на открытом грунте в ботаническом саду Ботанического института АН СССР в Ленинграде (1982 и 1985 гг.). В эти годы в период вегетации *O. digyna* проводили непрерывную регистрацию температуры приземного слоя воздуха в местах произрастания растений. Районы исследования (Хибины и Ленинград) различаются по интенсивности солнечной радиации и по продолжительности светлого периода в сутках. По температурным условиям эти районы в период вегетации *O. digyna* различаются незначительно из-за раннего начала роста растений в Ленинграде. Так, среднесуточная температура воздуха за время вегетации *O. digyna* была в Хибинах 11.0, а в Ленинграде — 12.0 °С в 1982 г. и 12.4 в 1985 г.

Измерения биомассы и дыхательной способности (ДС) надземных органов *O. digyna* проводили регулярно в течение вегетации, что позволило построить кривые увеличения сырой и сухой массы и изменения ДС за вегетацию. В Хибинах изучали многолетние (точный возраст неизвестен) растения, в Ленинграде — многолетние (4—7 лет) и растения первого года, выращенные из семян.

Для каждого измерения биомассы у 8—30 растений определяли массу надземной части одного растения и отдельных органов (пластинок и черешков листьев, генеративных органов). Растения высушивали при 85—90 °С до постоянного веса.

ДС измеряли манометрически при 15° в 1981 и 1982 гг., а в 1985 г. — при помощи газоанализатора INFRALIT-4 при 15—20° в замкнутой системе. Все три года дважды за вегетацию определяли зависимость интенсивности дыхания (ИД) от температуры в диапазоне 8—28 °С. Одновременные измерения ИД двумя методами показали хорошее совпадение результатов. На основании этого можно считать, что дыхательный коэффициент (ДК) у *O. digyna* равен единице, что важно для дальнейших расчетов. ДС и биомассу измеряли в начале вегетации каждые 2—4 сут, а в период постоянного роста растений — каждые 7—10 сут. Расчеты среднесуточного прироста и дыхательных затрат проводили по усредненным данным за пятидневный период. Температуру воздуха также рассчитывали как среднюю за 5 сут.

В 1985 г. у многолетних растений в Ленинграде в начале вегетации было проведено несколько измерений интенсивности видимого фотосинтеза при помощи газоанализатора INFRALIT-4 при температуре 16° и естественном освещении 50—60 клк.

Для определения количества ассимилятов, затраченных на дыхание (величины дыхательных затрат R), интенсивность дыхания умножалась на коэффициент 0.68 (Вознесенский и др., 1965).

Возникает вопрос, когда в течение суток происходят дыхательные затраты. F. Penning de Vries (1975) свои теоретические расчеты делал на основе предположения, что дыхание на свету и в темноте имеет одинаковую величину. При этом его расчетные коэффициенты совпадали с найденными в опытах. Позднее были получены и прямые экспериментальные подтверждения постоянства дыхания в темноте и на свету (Быков, 1985; Чмора, Слободская, 1985; Bown, Nicholls, 1985). На этом основании мы также приняли, что темновое дыхание постоянно в течение суток и, следовательно, дыхательные затраты (в мг $(\mathrm{CH_2O})_n \cdot$сут$^{-1}$) можно вычислить как среднюю за 5 сут интенсивность дыхания, умноженную на 0.68, на 24 и на сухую массу надземной части растения (в мг).

Применяемая в работе величина гроссфотосинтеза Pg определяется как сумма дыхательных затрат R и среднесуточного прироста биомассы всей надземной части растения ΔW.

Результаты и обсуждение

Накопление сухой массы надземных частей *O. digyna* в условиях произрастания исследуемых растений приведено на рис. 1. Полученные кривые имеют в разной степени выраженную *S*-образную форму. Угол наклона кривых и максимальные величины биомассы различны.

Измерения начали в разные годы в разное время. За конец вегетации был условно принят период засыхания цветоноса (отношение сырой массы к сухой равно 6—7 вместо 10—12). К этому времени в условиях Ленинграда у растений образуются 12—14 листьев и 1—2 цветоноса (6—7 листьев и 1 цветонос у основного побега, 5—7 листьев и 1 цветонос из пазушной почки). Суммарная величина массы листьев зависит в большей степени от взаимодействия соседних растений *O. digyna* в посеве или в естественной куртине, поэтому на главном и боковом побегах в сумме в каждый момент времени находятся не более 5—8 листьев, так как при появлении нового листа наиболее старый отмирает. Массу опада мы не учитывали. Тем не менее у многолетних растений в связи с ранним появлением цветоноса (рис. 1, *1*, *2*) идет постоянное увеличение массы всей надземной части. У молодых растений вегетативная фаза более продолжительна: в условиях нашего опыта в Ленинграде она длится 70 сут, тогда как у многолетних растений — только 25—35 сут, в Хибинах и того меньше — не более 10 сут. У многолетних растений цветонос появляется после того, как сформируются 4 листа на данном побеге, а у молодых — только после развертывания 12-го листа. Масса генеративных органов составляет значительную часть всей надземной массы растения: к концу вегетации в Хибинах — 40 %, в Ленинграде у многолетних растений — 80 %, у молодых — до 70 %. У молодых растений в условиях опыта смыкание листьев в посеве произошло на 37—40 сут после всходов, затем с 14 июня по 10 июля прирост живой массы не наблюдали (рис. 1, *4*), и только с появлением цветоноса она вновь начинала увеличиваться.

Полученные графики увеличения биомассы надземных органов отражают количество ассимилятов, которое пошло на ее построение. Однако часть ассимилятов была

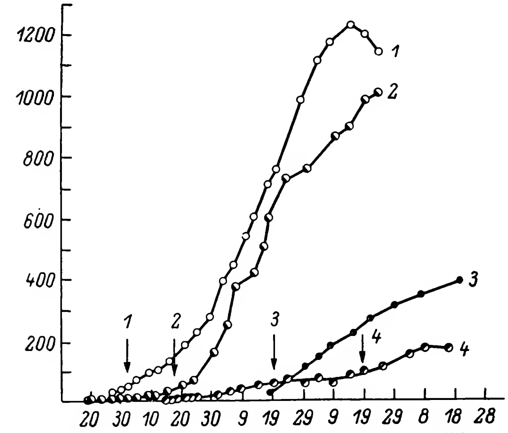


Рис. 1. Накопление биомассы надземной части *Oxyria digyna* в ходе вегетации.

По оси абсцисс — даты; *по оси ординат* — сухая масса, мг. *1* — многолетние растения, Ленинград, 1982 г.; *2* — то же, 1985 г.; *3* — многолетние растения, Хибины, 1981 г.; *4* — однолетние, выросшие из семян растения, Ленинград, 1985 г. *Стрелки* указывают дату появления цветоноса.

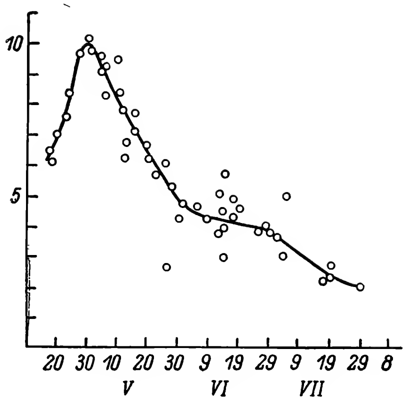


Рис. 2. Динамика интенсивности дыхания надземной части *Oxyria digyna* при 12 °C за период вегетации. Многолетние растения, Ленинград, 1985 г.

Здесь и на рис. 3: *по оси абсцисс* — даты; *по оси ординат* — интенсивность дыхания, мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сух. массы$\cdot ч^{-1}$.

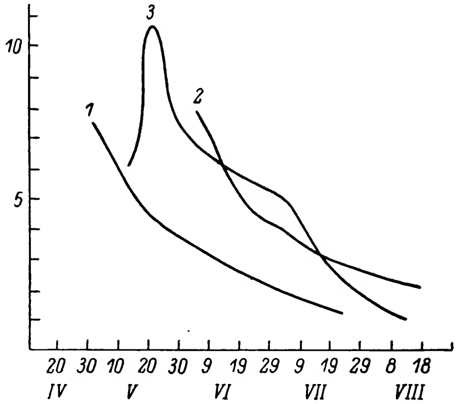


Рис. 3. Изменение интенсивности дыхания при 12 °C надземной части многолетних растений *Oxyria digyna* в Ленинграде, 1982 г. (*1*), в Хибинах, 1981 г. (*2*), а также у однолетних, выросших из семян растений, Ленинград, 1985 г. (*3*).

истрачена на дыхание. Долю последних можно рассчитать, исходя из интенсивности дыхания надземной части *O. digyna* за определенный период. С помощью манометрического метода дыхание надземной части растения определяли как сумму величин дыхания отдельных органов, с помощью газоанализатора измеряли дыхание надземной части целиком. Изменение дыхания в сезоне, определенное с помощью газоанализатора у многолетних растений в 1985 г., приведено на рис. 2. Кривая имеет максимум в начале и минимум в конце вегетации. Начальная часть кривой прорисовывается очень четко без большого разброса данных, но в период от начала цветения до плодоношения (25 июня—30 июля) поле экспериментальных точек расширяется в связи с идущей в этот период заменой старых листьев новыми. В дальнейшем на стадии плодоношения рост растений замедляется, появление новых листьев прекращается и дыхание падает.

На рис. 3 представлено изменение дыхательной способности за период вегетации растений разного возраста в различных условиях произрастания. Характер варьирования ДС во всех случаях в ходе вегетации сходен. В 1981 и 1982 гг. в связи с поздним началом работ был пропущен первоначальный подъем интенсивности дыхания и поэтому осталась неизвестной ее максимальная величина (рис. 3, *1*, *2*). Измерения температурной зависимости дыхания, проводившиеся во всех вариантах 2 раза в сезон, показали, что в интервале температуры 8—18° величина Q_{10} в разные фазы развития и в различных условиях изменяется незначительно: в пределах 1.9—2.1.

Данные о вегетационных изменениях ДС растений, о величине Q_{10} дыхания и о температуре приземного слоя воздуха позволяют рассчитать интенсивность дыхания растений в естественных условиях произрастания в течение всего периода вегетации. В этих расчетах мы исходили из средней температуры за пятидневный период и среднего значения ДС в тот же срок. Далее по интенсивности дыхания определили величину дыхательных затрат всей надземной части растений *O. digyna*. Вычислив на основании данных рис. 1 среднесуточное количество ассимилятов, включенных во вновь созданную биомассу, и сложив его с количеством ассимилятов, истраченных за сутки на дыхание (дыхательные затраты R), можно определить величину искомого показателя Pg — гроссфотосинтеза — и рассчитать изменения отношения дыхательных затрат к гроссфотосинтезу R/Pg в течение периода вегетации.

На рис. 4 представлены данные о R/Pg для многолетних растений, выращенных в разных условиях. На первый взгляд, ход кривых кажется различным, но при более детальном анализе и при сопоставлении с фазами развития растений обнаруживается их сходство. Наименьшая величина соотношения R/Pg

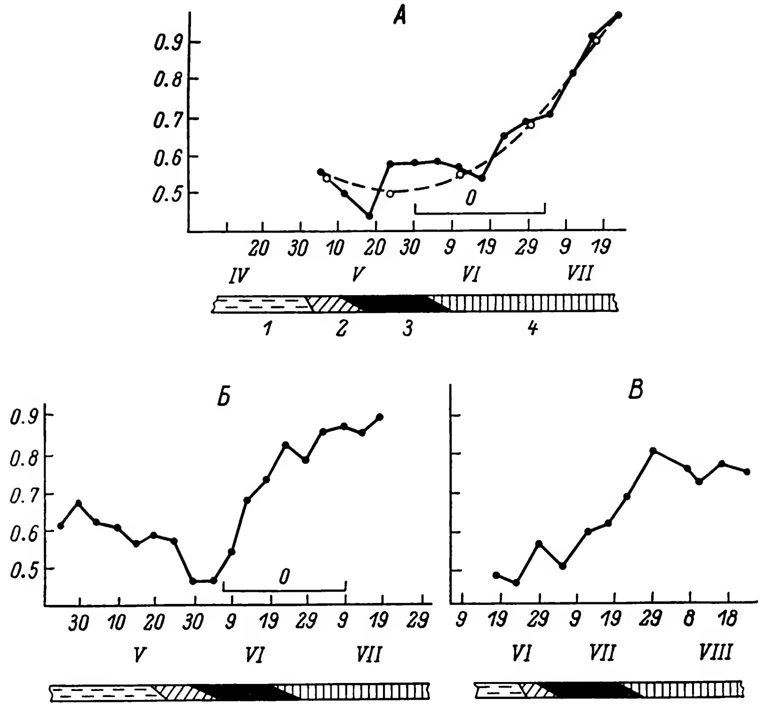


Рис. 4. **Динамика соотношения дыхательных затрат и гроссфотосинтеза R/Pg в ходе вегетации надземной части взрослых многолетних растений *Oxyria digyna*.**

По оси абсцисс — даты, *по оси ординат* — R/Pg. *А* — Ленинград, 1982 г.; *Б* — Ленинград, 1985 г.; *В* — Хибины, 1981 г. *О* — период опада листьев. *Под осью ординат* феноспектры: *1* — вегетация, *2* — бутонизация, *3* — цветение, *4* — плодоношение. *Штриховая линия* — кривая, полученная при усреднении *R* за 15 сут.

наблюдается в период цветения растений. С этой фазы величины R/Pg начинают подниматься и к концу вегетации достигают 0.80—0.90. Минимальные значения во всех трех вариантах близки. В фазу вегетации значения R/Pg изменяются в пределах 0.50—0.70. К сожалению, у хибинских растений было получено малое число точек, относящихся к вегетативной фазе развития из-за быстрого перехода растений к цветению. «Зубцы» на кривых отражают влияние перепадов температуры. Так, в варианте *А* с 1 по 6 июня среднесуточная температура была 14, а с 7 по 13 — только 8°. Однако влияние температуры не изменяет общего характера кривой и величины R/Pg у многолетних растений *O. digyna* в течение периода вегетации мало различаются в разных условиях произрастания.

К таким выводам ранее пришли исследователи, работавшие с культурными растениями. Так, например, A. Huges (1973) не получил значительных изменений величины R/Pg у *Chrysanthemum morifolium* при варьировании условий освещения в течение вегетации. В исследовании Г. Ф. Коржевой и Н. Т. Ниловской (1985) при выращивании в фитотроне в условиях гидропоники пшеницы, томатов, редиса и капусты было показано, что отношение R/Pg очень слабо зависит от освещенности, температуры и концентрации CO_2 в воздухе. Динамика R/Pg в течение вегетации, а также его величина в стадии вегетативного роста и цветения были сходными у всех исследованных этими авторами растений. Однако у этих растений наблюдался некоторый подъем величины R/Pg в период вегетативного роста. Отметим также, что минимум отношения R/Pg наступал позднее, чем у *O. digyna*, — в конце цветения—начале образования плодов. Этот минимум у пшеницы был равен 0.30, а у остальных исследованных видов — 0.37—0.39, т. е. во всех случаях был несколько ниже, чем у *O. digyna* и у клевера красного (Головко, Семихатова, 1980).

У других подробно исследованных видов можно вычислить минимальную в сезоне величину R/Pg по приведенным авторами кривым. Так, у хризантемы (Huges, 1973) она равна 0.4, а у кукурузы (Andre e. a., 1978) имеет такую же

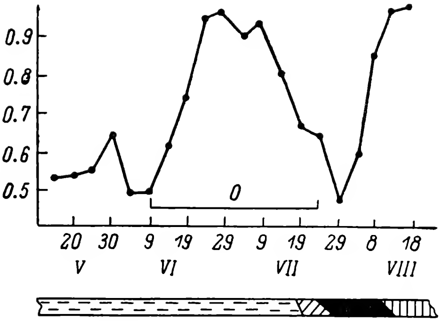


Рис. 5. Динамика соотношения дыхательных затрат и гроссфотосинтеза R/Pg в ходе вегетации надземной части однолетних выросших из семян растений *Oxyria digyna*.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

величину, если принять, что темновое дыхание постоянно в течение суток. В период созревания семян у всех упомянутых видов наблюдалось увеличение дыхательных затрат по отношению к гроссфотосинтезу. Начало этого подъема, а также его скорость, по мнению Коржевой и Ниловской, зависят главным образом от особенностей химического состава запасающих органов.

Характер изменений R/Pg в течение вегетации, обнаруженный авторами цитированных выше работ, сходен с соответствующими изменениями R/Pg у молодых растений *O. digyna*, у которых по сравнению с многолетними растениями удлинена фаза вегетативного роста (рис. 5). Отличие наблюдается только после смыкания листьев в посеве, когда у молодых растений *O. digyna* начинается опад листьев, который мы не учитывали, и поэтому величина R/Pg в этот период завышена. Однако к началу цветения опад прекращается и далее происходит такой же подъем R/Pg, как у томата и капусты, исследованных Коржевой и Ниловской.

Рассмотрим возможные причины сходства и различия величин отношения R/Pg и их динамики в течение вегетации у многолетнего дикорастущего растения и однолетних культурных растений, выращенных в контролируемых условиях. Первое, что должно было бы нарушать их сходство, — это условность величины R/Pg у многолетнего растения в начале отрастания надземной части. Действительно, у однолетних или молодых выросших из семян многолетних растений все субстраты (за исключением небольшого запаса семени), идущие на новообразование и поддержание структур, образуются за счет фотосинтеза того же года. В этом случае гроссфотосинтез практически соответствует нетто-фотосинтезу за вычетом затрат на рост и функционирование подземной части растения (которые мы не рассматриваем). У взрослых многолетних растений в начале развития надземной части основной вклад в величину гроссфотосинтеза составляет приток ассимилятов из запасов корневища, т. е. продукция прошлогоднего фотосинтеза. Определения интенсивности видимого фотосинтеза на ранних этапах развития *O. digyna* показали, что интенсивность фотосинтеза надземной части превысила интенсивность дыхания только 28—30 апреля, когда у растений развернулись 2 листа. В это время из-за недостаточного развития листовой поверхности и низких температур (5—12°) фотосинтез не может обеспечить ассимилятами затраты на дыхание в течение всех суток. Если учесть, что лист начинает экспортировать ассимиляты в другие органы, достигнув примерно 20—30 % от максимальной величины (Мокроносов, 1981; Ho et al., 1984), то у *O. digyna* в наших условиях это должно произойти примерно 15 мая, когда по крайней мере 2 листа из четырех появившихся достигнут размеров, равных $^1/_3$ от максимума. До этого срока при построении биомассы растения, по-видимому, происходит постепенная замена продуктов, притекающих из корневища, на поступающие прямо от фотосинтеза. На протяжении фазы вегетативного роста и до конца цветения отношение R/Pg либо не изменяется, либо немного падает (рис. 4, *А*, *Б*). Это дает основание считать, что использование продуктов, притекающих из корневища, не снижает дыхательных затрат на биосинтез структурной массы. Однако этот вывод, вероятно, не может быть распространен на все растения, поэтому у многолетников можно ожидать изменения уровня кривой R/Pg в период начального роста растения.

По завершению генеративной фазы развития запасы ассимилятов в корневищах восполняются. Это было экспериментально показано А. В. Наумовым (1985) при изучении степных растений. Отток части ассимилятов в подземные органы занижает измеряемую величину гроссфотосинтеза надземной части и соответственно увеличивает отношение R/Pg.

Второе, что должно было бы вызвать отличие наших данных от полученных в климатических камерах, это влияние изменений температуры в естественных условиях. Как видно из рис. 4, величина R/Pg подвержена значительным колебаниям. Следует учесть, что расчет R и Pg как средних величин за несколько суток выравнивает их колебания. Так, например, в работе Головко и Семихатовой (1980) кривая изменений КЭР в течение вегетации (показатель, родственный исследуемому: $КЭР=1-R/Pg=\Delta W/(\Delta W+R)$) имеет плавный ход в результате усреднения R и ΔW за большой промежуток времени (10 сут). Если в наших опытах усреднить R и Pg за 15 сут, то получим совершенно выровненную кривую (см. штриховую линию на рис. 4, *А*). В работе M. Andre et al. (1978) величины R/Pg колеблются, несмотря на то что исследования проводили в константных условиях. Авторы считают, что эти колебания лежат в пределах точности измерений.

Третье обстоятельство, которое может изменить характер кривой R/Pg, — это наличие опада. Величина рассматриваемого отношения в основном зависит от прироста биомассы. Если не учитывается опад, то занижается величина прироста и соответственно увеличивается показатель R/Pg. Из рис. 4 и 5 видно, что опад начинается в те же сроки, когда величина R/Pg минимальна. Учет опада передвинет минимальную величину этого отношения на более поздний срок, снизит ее и уменьшит наклон правой части кривой.

У молодых растений *O. digyna* опад листьев начался в связи со смыканием травостоя. В результате величина R/Pg в этот период возросла и достигла максимума (0.9), так как прирост биомассы листьев мы не фиксировали. С появлением быстро растущего цветоноса величина R/Pg снизилась до того же минимума в период цветения, который характерен и для многолетних растений, или даже немного ниже — 0.46. Опад к этому времени сильно замедлился, так как перестали появляться новые листья.

У растений, исследованных Коржевой и Ниловской (1985), также наблюдается временное повышение R/Pg в течение фазы вегетации растения. Может быть, оно также вызвано опадом или подсыханием старых листьев.

Таким образом, взаимоотношение между дыханием и фотосинтезом, выраженное показателем R/Pg, подвержено влиянию ряда факторов, число которых особенно велико у многолетних растений, где большую роль играет переток ассимилятов из зимующих органов. Тем не менее характер изменений R/Pg в течение вегетационного сезона довольно постоянен, что говорит о его внутренней регуляции. По нашим данным, как и по определениям ряда других исследователей, кривую, отображающую изменения R/Pg в течение вегетации, можно разделить на две части. Первая часть приурочена к периоду вегетативного развития. В это время величина R/Pg колеблется в основном в связи с изменениями температуры; вторая часть кривой охватывает период генеративного развития. Однако четко выраженный подъем величины R/Pg и его начало наблюдаются не строго с наступлением генеративной фазы развития, так как время этого подъема в значительной мере определяется соотношением величины прироста биомассы генеративных и вегетативных органов. Деление кривой изменения R/Pg в течение вегетации на две части объясняется следующим: в начале вегетации происходит формирование вегетативных органов, химический состав которых у большинства растений сходен и мало изменяется во времени (Penning de Vries e. a., 1974), а дыхание представлено в основном дыханием роста, причем его коэффициент имеет постоянную величину. При формировании генеративных органов, химический состав которых сильно отличается от состава вегетативной части растения, дыхательные затраты на рост изменяются, фотосинтез начинает «работать» в основном уже не на процессы роста, а на создание запаса в семенах и других органах.

Различия минимальных величин R/Pg и углов наклона второй части вегетационного хода этого отношения определяются теми особенностями, которые свойственны отдельным видам. Однако общий характер изменений R/Pg в ходе вегетации у разных растений определяется единым планом их онтогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д. Модель влияния фотосинтеза на дыхание листьев высших растений. — Физиол. раст., 1985, т. 32, № 3, с. 421—430. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 306 с. — *Головко Т. К.* Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания у травянистых растений. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 779—788. — *Головко Т. К., Семихатова О. А.* Изучение дыхания как фактора продуктивности растения (на примере клевера красного). — Физиол. биохим. культ. раст., 1980, т. 12, № 1, с. 89—97. — *Коржева Г. Ф., Ниловская Н. Т.* Онтогенетическая динамика дыхательных затрат в зависимости от вида растений и условий выращивания. — Физиол. раст., 1985, т. 32, № 3, с. 552—557. — *Мокроносов А. Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с. — *Наумов А. В.* Дыхательный газообмен растений как элемент продукционного процесса в степных фитоценозах: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1985. — *Семихатова О. А., Заленский О. В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 130—145. — *Чмора С. Н., Слободская Г. А.* Количественные соотношения дыхания на свету и в темноте у листьев C_3-растений. — Физиол. раст., 1985, т. 32, № 2, с. 292—297. — *Andre M., Massimino D., Daguenet A.* Daily patterns under the life cycle of a maize crop. 1. Photosynthesis, transpirations, respiration. — Physiol. Plant., 1978, vol. 43, p. 397—403. — *Bown A., Nicholls F.* An investigation into the role of photosynthesis in regulating ATP levels and rates of H^+ efflux in isolated mesophyll cells. — Plant Physiol., 1985, vol. 79, N 4, p. 928—934. — *Ho L. C., Hurd R. G., Ludwig L. J.* Changes in photosynthesis, carbon budget and mineral content during the growth of the first leaf of cucumber. — An. Bot., 1984, vol. 54, N 1, p. 87—101. — *Huges A. P.* A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrisanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments. 2. Ontogenetic changes in respiration. — An. Bot., 1973, vol. 37, N 150, p. 275—285. — *Penning de Vries F. W. T.* Use of assimilates in higher plants. — In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge; N. Y., 1975, p. 459—480. — *Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H., Laar van H. H.* Products, requirements and efficiency of biosynthesis. — J. Theor. Biol., 1974, vol. 45, p. 339—377.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 V 1986.

УДК 581.43 : 582.475.4 (924.16)

Бот. журн., т. 72, № 4

В. Т. Ярмишко, В. Ф. Цветков

СТРОЕНИЕ, ЗАПАСЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ПОЧВЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ РАСТЕНИЙ В СООБЩЕСТВАХ СОСНОВЫХ МОЛОДНЯКОВ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. T. YARMISHKO, V. F. TSVETKOV. STRUCTURE, RESERVES AND DISTRIBUTION IN SOIL OF ROOT SYSTEMS IN PLANTS OF YOUNG PINE STANDS OF KOLSKY PENINSULA

Изучены особенности строения, запасы и характер распределения корневых систем растений в сообществах Pinetum vacciniosum и P. cladinosum I и II классов возраста (древостоя) на слабоподзолистых супесчаных почвах Кольского п-ва. Исследования показали высокую пластичность корневых систем *Pinus sylvestris* к почвенным условиям, хорошую их разветвленность в верхних горизонтах почвы, значительное превышение площади питания корневых систем над площадью проекции крон и основное сосредоточение корней (до 92 %) в верхнем слое почвы (0—25 см). Высокая концентрация корней в верхних горизонтах почвы, хороший рост и развитие надземных органов свидетельствуют об интенсивном освоении подземного пространства и высокой фитоценотической замкнутости изученных фитоценозов в подземной сфере.

Интенсивное освоение природных ресурсов Крайнего Севера сопровождается усилением и расширением воздействия человека на окружающую среду. Промышленные лесозаготовки, пожары, усиливающееся техногенное загрязнение оказывают серьезное влияние на лесные экосистемы. Наибольшее воздействие хозяйственной деятельности человека испытывают сосновые леса Мурманской обл. (Цветков, Семенов, 1985). В связи с этим всестороннее изучение природы названных лесов, их состояния и структурно-функциональной организации приобретает особенно актуальное значение.

Для того чтобы лучше понять структуру, особенности и экологию фитоценоза, его устойчивость и сущность воздействия на окружающую среду, совершенно необходимо изучение подземных органов растений. С характером корневой системы, обусловленным в свою очередь эдафическими факторами, связаны ветровальность древесных пород, обеспеченность их надземных органов водой и элементами минерального питания, устойчивость древостоев к инвазии вредных насекомых, их противоэрозионное значение, взаимоотношение с растениями нижних ярусов, в значительной мере их конкурентоспособность и успешность естественного возобновления (Сукачев, 1934; Поздняков, 1963; Васильев, Жуков, 1961; Рысин, 1967; Лащинский, 1981, и др.). Кроме того, данные, характеризующие строение корневых систем древесных растений в условиях Крайнего Севера, остаются еще немногочисленными. Все это и предопределило направление наших работ.

Исследования в молодых сосновых древостоях на Кольском п-ове проводились с целью: 1) выявить особенности строения корневых систем *Pinus sylvestris*; 2) найти специфические черты в структуре и размещении корней сосны в лесных сообществах на иллювиально-гумусово-железистых слабоподзолистых супесчаных почвах; 3) определить запас и длину корней сосны по фракциям толщины и горизонтам почвенного профиля. В задачу исследований входило также определение насыщенности почвы корнями лиственных пород и растений травяно-кустарничкового яруса.

Объекты и методы исследований

Для реализации поставленных перед нами задач были заложены постоянные пробные площади в сосновых молодняках I—II классов возраста в Кандалакшском, Зашейковском, Уполокшском и Тайбольском лесничествах Мурманской обл. Краткая характеристика древостоев на пробных площадях 1—6 приводится в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика исследованных древостоев *Pinus sylvestris* на Кольском п-ове

№ пробной площади	Сообщества сосновых древостоев	Состав древостоя	Средние таксационные показатели					Почва
			возраст, лет	высота, м	диаметр, см	число деревьев, шт/га	полнота	
1	Pinetum vacciniosum	10С	15	3.0	3.5	2970	0.3	Типичный железистый подзол, песчаная, среднезавалуненная
2	P. vacciniosum	8С2Б	30	5.0	5.0	13450	0.7	Иллювиально-гумусовый-железистый подзол
3	P. cladinosum	10С ед. Б	35	5.5	6.0	6620	0.7	Железистый слабозавалуненный песчаный подзол
4	P. vacciniosum	10С	40	6.0	5.5	8050	0.5	Иллювиально-гумусовый подзол, супесчаный
5	P. cladinosum	10С	40	5.0	4.5	5500	0.4	Песчаный железистый подзол
6	P. cladinosum	10С	30	3.0	3.0	6370	0.4	То же

Пробная площадь (п. п.) 1 представлена сообществом 15-летнего сосняка брусничного (Pinetum vacciniosum), сформировавшегося после пожара 25-летней давности на вырубке. Рубка материнского древостоя была произведена 27 лет назад. Рельеф ровный, на поверхности почвы валуны занимают около 7 % площади. Второй участок (п. п. 2) расположен на террасе ручья на вырубке 30-летней давности (последний пожар был отмечен 34 года назад). Здесь сформировался густой сосновый древостой (13 450 шт/га) с незначительной примесью *Betula tortuosa* L. Одновозрастный, однородный по строению полога древостой представлен на п. п. 3, которая располагается в нижней части склона невысокого холма. Пожар был зарегистрирован 58 лет назад, рубка древостоя — 37 лет. П. п. 4 характеризует 40-летний сосняк брусничный с переходом к черничному. Давность последнего пожара на этом участке составляет 60—70 лет, рубка древостоя была произведена 40 лет назад. На двух последних участках (п. п. 5 и 6) представлены средней густоты сосновые древостои в возрасте 30—40 лет, сформировавшиеся на вырубках в лишайниковых борах (Pinetum cladinosum). Следов пожаров здесь не обнаружено.

Кустарниковый ярус на пробных площадях выражен слабо и представлен единичными особями *Juniperus sibirica* L. и *Salix glauca* L.

В травяно-кустарничковом ярусе постоянно присутствуют, наряду с бореальными кустарничками (*Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L.), гипоарктические виды: *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur и др. Средняя высота этого яруса составляет 12—15 см, сомкнутость — 0.4—0.5, иногда более. Почти на всех пробных площадях выражен мохово-лишайниковый ярус, в котором можно видеть присутствие нескольких видов зеленых мхов и лишайников рода *Cladonia*. Наблюдается чередование на некоторых участках пятен-скоплений зеленых лесных мхов и кустарничков под кронами деревьев с лишайниковым покровом на открытых местах.

Для исследований корневых систем растений мы использовали методики, достаточно хорошо изложенные в работах Н. А. Качинского (1925), И. Н. Рахтеенко (1952, 1963), А. Я. Орлова (1967), П. К. Красильникова (1983) и других авторов, с некоторыми изменениями и дополнениями.

На каждой пробной площади были подобраны по 5 модельных деревьев сосны, средних по основным таксационным показателям и равномерно расположенных среди других особей. Изучение корневых систем мы начинали с горизонтальной раскопки, обнажая в первую очередь корни около ствола на глубину 25—30 см. Препарированную часть корневой системы разбивали на квадраты и зарисовывали на миллиметровой бумаге в определенном масштабе. Поверхностная раскопка всей корневой системы позволяет установить радиус распространения корней в горизонтальной плоскости, определить длину основных корней, характер их ветвления, площадь питания дерева и характер использования площади древостоем в целом.

Вертикальную раскопку корней проводили до глубины проникновения основной их массы в почвогрунт.

Учитывая возможную неравномерность распределения корней по площади, мы считали, что применяемый метод не даст полной картины насыщенности почвы корнями растений. Поэтому для более точного определения запасов и насыщенности горизонтов почвенного профиля корнями деревьев и травянистых растений на каждой пробной площади отбирали мелкие монолиты размером 25×25 см до глубины распространения корней.

Выборку корней проводили вручную (скелетные корни) с отмывкой на почвенных ситах с диаметром отверстий 0.25—0.5 мм. Корни разбирали по породам, а в пределах породы дополнительно сортировали по диаметру на 3 фракции: к первой относили всасывающие и проводящие корни диаметром до 1 мм, ко второй — корни диаметром от 1 до 10 мм, к третьей — крупные скелетные корни, толщиной 10 мм и более.

Длину корней диаметром 1 мм и более определяли непосредственным измерением после их раскопки, а тонких проводящих и физиологически активных, тоньше 1 мм, — с помощью бинокулярной лупы МБС-1.

Результаты и обсуждение

Исследованные участки сосновых древостоев характеризуются маломощными завалуненными в разной степени почвами с выраженным уплотненным горизонтом, образованным ортштейновыми линзами, оглеенными прослойками, скоплением камней и т. п. Уплотненный горизонт, отличающийся отсут-

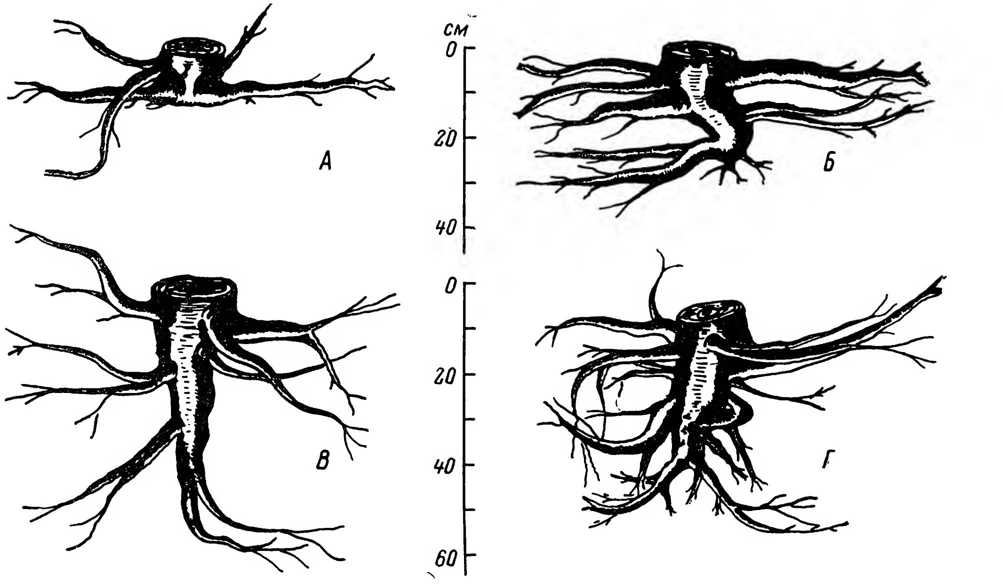


Рис. 1. Строение скелетной части корневых систем *Pinus sylvestris* в возрасте 14—20 лет.

Главный (стержневой) корень: *А* — отсутствует; *Б* — при соприкосновении с уплотненным горизонтом меняет направление роста на горизонтальное, образуя толстые разветвления; *В* — заканчивается, почти не разветвляясь; *Г* — имеет густые мочки коротких корешков.

ствием монолитности, представляет определенные препятствия для проникновения корней вертикальной ориентации в глубь почвы. Корни сосны развиваются присущими этой древесной породе темпами лишь в пределах почвенного слоя, ограниченного по глубине уплотненным горизонтом. Так, например, в местах скопления крупных камней или близко расположенного к поверхности почвы уплотненного горизонта у сосны главный (стержневой) корень сильно редуцирован или просто отсутствует (рис. 1, *А*). В других случаях (при достижении уплотненного горизонта) стержневой корень приостанавливает свой рост или меняет его направление на горизонтальное, образуя здесь толстые разветвления (рис. 1, *Б*). Отдельные корни заканчиваются, почти не разветвляясь (рис. 1, *В*), или, что встречается гораздо чаще, имеют густые мочки коротких корешков (рис. 1, *Г*). Следует отметить, что во время исследований мы наблюдали подобие типичных стержневых корней лишь у сравнительно молодых (14—20 лет) особей сосны. В дальнейшем по мере увеличения линейных и радиальных размеров скелетных корней стержневой корень постепенно трансформируется и исчезает. В 40—50-летних древостоях он встречается у единичных деревьев сосны и к тому же в благоприятных для его развития условиях. Относительно быстрое исчезновение стержневого корня происходит у сосны обыкновенной и на почвах с избыточным увлажнением (Калинин, 1983).

Более глубокие слои почвы в рассматриваемых условиях осваиваются боковыми корнями главного корня или вертикальными ответвлениями от горизонтальных корней, которые проникают вглубь, используя архитектонику почвы, ходы старых корней, щели и трещины в уплотненном горизонте. Длина главного корня в пределах скелетной части (с диаметром не менее 10 мм) лишь в двух случаях превышает 1 м. У подавляющего же большинства модельных деревьев сосны она колеблется в пределах от 0.15 до 0.6 м (табл. 1).

Скелетные корни горизонтальной ориентации развиваются гораздо интенсивнее. Отходящие от корневой шейки и главного корня в количестве 5—6, нередко 8—10 шт и более боковые корни распространяются в горизонтальной плоскости, на расстоянии 20—30 см ветвятся на корни второго порядка, которые в свою очередь образуют ряд более мелких корней, имеющих многочисленные ответвления, переплетающиеся и заканчивающиеся сетью сосущих корешков. Интенсивное ветвление корней создает очень густую сеть, причем площади питания деревьев, несмотря на парковый характер древостоев, на-

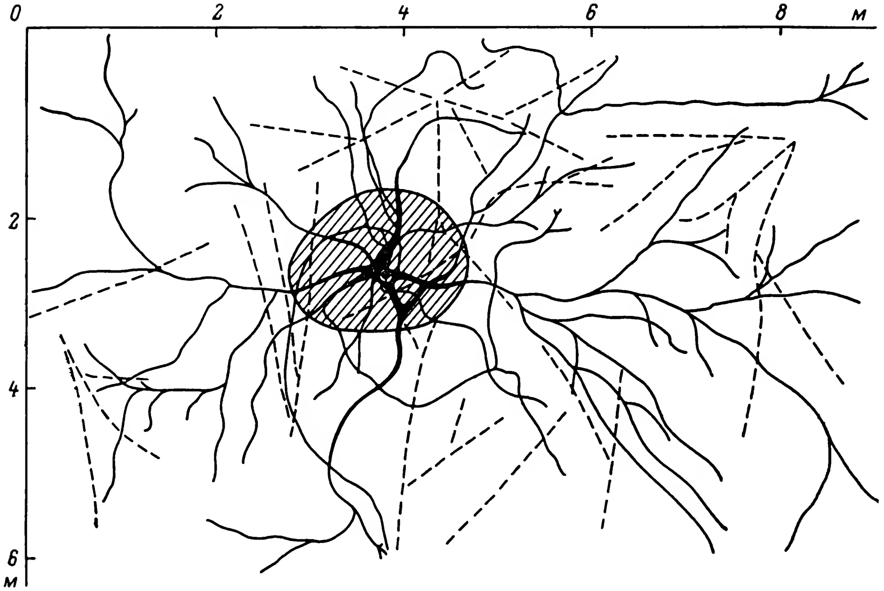


Рис. 2. Горизонтальная проекция корневой системы *Pinus sylvestris* в возрасте 26 лет в сосняке брусничном.

Заштрихованный круг — проекция кроны, *пунктирные линии* — корни других деревьев.

лагаются (рис. 2). Вблизи ствола горизонтальные скелетные корни находятся на глубине 20—25, иногда 30 см (рис. 1). Затем с удалением от ствола они поднимаются к поверхности почвы и располагаются в перегнойно-аккумулятивном (0—10 см) или подзолистом (10—20 см) горизонте.

Поперечные срезы боковых скелетных корней горизонтальной ориентации в большинстве случаев свидетельствуют об эксцентричности радиального прироста, а на отдельных из них можно обнаружить слабые следы двутавровости. Объясняется это, видимо, воздействием сил тяжести надземной части деревьев на корни, расположенные на довольно плотном субстрате (камни, уплотненный горизонт и т. д.).

Количественный учет скелетной части корневых систем сосны, включающей главный и боковые корни диаметром более 10 мм, показывает, что средний ее вес на пробных площадях резко варьирует (табл. 1). При сравнительно одинаковых размерах надземной части деревьев вес скелетной части снижается с увеличением густоты древостоя на участке. Связь произведений квадратов диаметров на высоты деревьев с весом скелетных частей их корневых систем довольно тесная и характеризуется коэффициентом корреляции r=0.77—0.97.

Распространение корней в горизонтальной плоскости определяется мощностью плодородного слоя почвы и насыщенностью его корнями других растений. В чистых по составу и сравнительно редкостойных древостоях на маломощных почвах корни сосны охватывают значительную площадь, выходя далеко за пределы проекции крон (рис. 2). Корни здесь распространяются на 6—7, нередко 8—10 м от ствола. Площадь, занимаемая корневой системой одного дерева сосны, достигает при этом 60—80, иногда 120—150 м^2 и многократно превышает площадь проекции кроны. Объем корнеобитаемого слоя почвы достигает 12—15, реже 18—22 м^3.

Объем почвенного монолита, вмещающего только скелетную часть корневой системы, в зависимости от густоты древостоя, условий произрастания и класса роста дерева в исследованных древостоях колеблется в довольно широких пределах: 0.037—0.300 м^3 (табл. 2). Наибольшая его величина — в редких древостоях и у деревьев более высоких классов роста. При прочих равных условиях он возрастает с увеличением глубины корнедоступного почвенного профиля. Изменение площади поверхности почвы, занятой скелетной частью корневых систем сосны, связанное с различной густотой древостоев на пробных площадях, характеризуется прямой зависимостью.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика модельных деревьев и скелетной части корневых систем *Pinus sylvestris* на исследованных участках

№ пробной площади	№ модели	Таксационная характеристика модельных деревьев				Характеристика скелетной основы корневых систем		
		возраст, лет	высота, м	диаметр, см	диаметр кроны, м	вес, кг (воздушно-сухое состояние)	длина главного корня, см	объем почвы, занятой скелетом, м^3
1	1	20	4.40	6.3	1.6	2.523	25	0.062
	2	14	2.95	3.5	1.1	0.354	70	0.037
	3	14	2.95	3.4	1.1	0.231	30	0.037
	4	17	2.80	3.0	1.1	0.262	56	0.040
	5	14	2.60	2.8	1.0	0.252	15	0.040
2	1	28	3.65	3.7	1.1	0.133	45	0.110
	2	29	3.15	2.7	1.1	0.138	22	0.050
	3	29	2.95	3.1	1.0	0.091	30	0.075
	4	26	4.00	4.3	—	0.191	40	0.050
	5	28	4.70	3.9	—	0.197	26	0.038
3	1	35	4.50	5.2	1.5	0.697	103	0.098
	2	39	5.80	6.1	1.7	0.794	—	0.096
	3	38	5.70	6.8	—	1.045	150	0.150
	4	37	4.50	4.7	1.2	0.600	28	0.150
	5	38	5.90	5.2	1.5	0.693	—	0.300
4	1	39	7.70	5.9	1.0	1.223	35	0.096
	2	37	6.00	7.5	1.7	0.800	39	0.097
	3	36	6.10	5.5	1.6	1.756	66	0.170
	4	40	5.90	6.5	1.5	1.239	37	0.093
	5	35	5.80	5.0	1.2	0.408	47	0.120
5	1	37	4.80	5.2	—	0.436	40	0.140
	2	40	3.20	3.5	—	0.229	68	0.100
	3	38	6.15	6.3	—	0.849	60	0.120
	4	41	5.50	5.3	—	0.552	53	0.051
	5	36	3.25	4.0	—	0.167	33	0.030
6	1	35	3.20	3.6	—	0.405	10	0.025
	2	37	3.60	3.9	—	0.339	15	0.038
	3	37	4.30	4.0	—	0.602	10	0.025
	4	33	2.80	2.8	—	0.263	20	0.050
	5	30	3.50	4.3	—	0.404	40	0.100

Результаты количественного учета корней сосны на пробных площадях и распределение их по горизонтам почвенного профиля приводятся в табл. 3. Общий запас корней сосны на исследованных участках колеблется в пределах от 4 до 12 т/га в воздушно-сухом состоянии. Скелетные корни первого порядка диаметром 10 мм и более занимают от 32 до 81 %. На фракцию толщиной 1—10 мм приходится 17—59 %. Корни диаметром менее 1 мм составляют 3—16 % от общей массы.

В верхнем 10-сантиметровом слое почвы размещается от 51 до 92 % всей массы корней. Во втором, менее плодородном, горизонте (10—25 см) воздушно-сухой вес корней не превышает 46 %. В более глубокие слои почвы (до 50 см) проникает сравнительно небольшое количество корней сосны (3—13 %).

Скелетные корни сосны (исключая скелетную основу) размещаются в основном (70—100 %) в верхнем горизонте почвы (0—10 см). Корни диаметром 1—10 мм на 50—75 % от общей массы сосредоточены в верхнем 10-сантиметровом слое почвы, а глубже 25 см масса их колеблется в пределах от 5 до 22 %. Тонкие (менее 1 мм) корни распределяются по почвенному профилю более равномерно. Так, в верхнем горизонте содержится от 36 до 74, в 10—25-сантиметровом — от 18 до 40 и глубже 25 см — от 8 до 34 % их массы.

Приуроченность корней сосны к верхним слоям почвы (0—25 см) отмечалась ранее многими исследователями, изучавшими корненаселенность почвы в сосновых древостоях различных типов местообитаний (Качинский, 1925; Молчанов,

ТАБЛИЦА 3

Распределение корней *Pinus sylvestris* в почве по фракциям толщины (кг/га воздушно-сухого веса)

№ пробной площади	Глубина почвенных горизонтов, см	Вес корней по фракциям толщины				
		> 10 мм	10—1 мм	< 1 мм	Итого	
					кг	%
1	0—10	3470	434	45	3949	91.6
	10—25	—	132	50	182	4.2
	25—50	—	152	30	182	4.2
	0—50	3470	718	125	4313	100.0
2	0—10	520	876	43	1439	72.2
	10—25	228	238	22	488	24.5
	25—50	—	56	10	66	3.3
	0—50	748	1170	75	1993	100.0
3	0—10	865	2389	249	3503	50.6
	10—25	2185	961	60	3206	46.3
	25—50	—	193	27	220	3.1
	0—50	3050	3543	336	6929	100.0
4	0—10	2828	2267	185	5280	60.1
	10—25	1052	1252	82	2386	27.1
	25—50	—	990	136	1126	12.8
	0—50	3880	4509	403	8792	100.0
5	0—10	—	1901	126	2027	71.2
	10—25	—	509	49	558	19.6
	25—50	—	219	43	262	9.2
	0—50	—	2629	218	2847	100.0
6	0—10	1285	949	52	2286	83.7
	10—25	—	287	30	317	11.6
	25—50	—	113	15	128	4.7
	0—50	1285	1349	97	2731	100.0

1952; Рахтеенко, 1952, 1963; Огиевский, 1958; Якушев, 1968; Калинин, 1978, 1983; Лащинский, 1981; Ярмишко, 1984; Цветков, Семенов, 1985, и др.). Причину сосредоточения основной массы корней деревьев в гумусовом горизонте и подстилке для почв подзолистого типа многие авторы видели в лучших условиях водного, кислородного и минерального питания верхних горизонтов. Указанные причины и наличие уплотненных горизонтов почвы, по-видимому, и предопределяют поверхностное распределение корней сосны на исследованных пробных площадях. Кроме того, на Кольском п-ве не последнюю роль в жизни растений вообще и в размещении корней на сухих песчаных и супесчаных подзолах в частности играет теплообеспеченность корнеобитаемых горизонтов почвы.

Ветвление корней и их распространение в горизонтальной плоскости являются важной биологической особенностью, позволяющей активно осваивать и использовать почвенные горизонты. Очевидно, что 1 длинный корень может быть более продуктивным, чем 2—3 слабо развитых, коротких корня. Поэтому, оценивая особенности строения корневых систем, целесообразно учитывать и их длину. В табл. 4 приведены результаты измерения корней сосны по фракциям толщины и горизонтам почвы. Длина крупных проводящих корней (диаметром более 10 мм) составляет 2—6.5 % от общей длины корней и увеличивается с их возрастом и уменьшением густоты древостоев. На долю корней диаметром 1—10 мм приходится 31—67 %. Тонкая (менее 1 мм) фракция корней составляет от 31 до 63 % длины всех корней. Общая протяженность проводящих, ростовых и всасывающих корней в молодняках увеличивается с возрастом и густотой древостоя. Наибольшая их суммарная протяженность отмечена в 40-летнем сосняке брусничном (4789 тыс. м/га).

В верхнем 10-сантиметровом слое почвы сосредоточено от 40 до 70 % длины всех корней. В более глубоких горизонтах длина их не превышает 60 %. Приведенные результаты (табл. 4) не учитывают длину скелетной части корневых систем сосны. Последние составляют от 4000 до 25 000 м/га.

ТАБЛИЦА 4

Длина корней *Pinus sylvestris* по горизонтам почвы и фракциям толщины (км/га)

№ пробной площади	Глубина почвенных горизонтов, см	Фракции корней по толщине				
		>10 мм	10—1 мм	<1 мм	Итого	
					км	%
1	0—10	115.0	273.6	318.4	707.0	40.2
	10—25	—	79.6	328.5	408.1	23.3
	25—50	—	183.3	456.4	639.7	36.5
	0—50	115.0	536.5	1103.3	1754.8	100.0
2	0—10	27.7	613.2	251.9	892.8	61.0
	10—25	11.6	274.4	124.2	410.2	28.0
	25—50	—	84.8	76.2	161.0	11.0
	0—50	39.3	972.4	452.3	1464.0	100.0
3	0—10	42.4	1408.9	1603.0	3054.3	70.2
	10—25	52.8	545.4	345.2	943.4	21.7
	25—50	—	170.5	183.4	353.9	8.1
	0—50	95.2	2124.8	2131.6	4351.6	100.0
4	0—10	48.0	1234.2	1056.6	2338.8	48.8
	10—25	43.2	558.2	593.6	1195.0	25.0
	25—50	—	564.0	691.6	1255.6	26.2
	0—50	91.2	2356.4	2341.8	4789.4	100.0
5	0—10	—	1162.2	784.0	1946.2	60.7
	10—25	—	455.3	253.0	708.3	22.1
	25—50	—	284.0	265.6	549.6	17.2
	0—50	—	1901.5	1302.6	3204.1	100.0
6	0—10	43.2	721.7	314.6	1079.5	62.2
	10—25	—	259.4	188.8	448.2	25.8
	25—50	—	116.7	92.0	208.7	12.0
	0—50	43.2	1097.8	595.4	1736.4	100.0

На пробных площадях в почве, кроме корней сосны, размещаются корни лиственных пород и растений травяно-кустарничкового яруса. Поскольку они составляют определенную конкуренцию корням сосны, нам было важно выяснить, каковы запасы этих корней и как они распределены в почве. Результаты определения насыщенности почвы корнями лиственных пород и травянистых растений на п. п. 1—4 изображены графически (рис. 3). Установлено, что наибольшие запасы корней этих растений (до 5 т/га воздушно-сухого веса) сосредоточены в почве сосновых молодняков, сформировавшихся на площадях с относительно большой (60—70 лет) давностью пожаров (п. п. 3 и 4 на рис. 3). Корни лиственных пород, главным образом березы, здесь составляют 3—5 %,

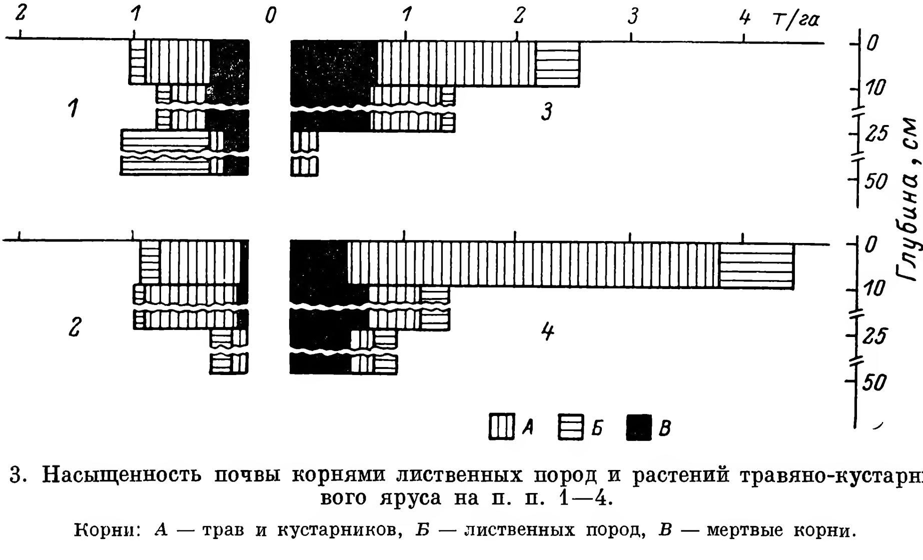


Рис. 3. Насыщенность почвы корнями лиственных пород и растений травяно-кустарничкового яруса на п. п. 1—4.

Корни: *А* — трав и кустарников, *Б* — лиственных пород, *В* — мертвые корни.

а растений травяно-кустарничкового яруса — 15—18 % от общего запаса живых корней и сосредоточены в основном в верхнем горизонте почвы (0—10 см). С глубиной почвы содержание их резко снижается (в слое 10—25 см — 12—29 %, а глубже 25 см — 6—7 % запаса корней этих видов растений). На п. п. 1 и 2, где пожары были отмечены 25—30 лет назад, основная масса проводящих и физиологически активных корней лиственных пород сосредоточена в почве глубже 10 см (рис. 3). Особенно хорошо это выражено на п. п. 1. Корни травяно-кустарничкового яруса на п. п. 1 и 2 распределяются в почве следующим образом: на глубине 0—10 см запасы их составляют 44—56 %; 10—25 см — 31—49 %; 25—50 см — 7—14 % от общей массы корней этих видов растений.

Заключение

Проведенные исследования корневых систем сосны обыкновенной в сообществах молодых сосновых древостоев на Кольском п-ве показали их высокую пластичность по отношению к почвенным условиям, хорошую разветвленность в верхних горизонтах почвы, резкое превышение площади питания над площадью проекции кроны и сосредоточение основной массы (до 92 %) корней в верхнем слое почвы (0—25 см).

Относительно устойчивая в морфологическом отношении скелетная основа корневой системы с характерными особенностями для конкретных почвенно-экологических условий формируется у сосны обыкновенной уже в I классе возраста.

Под влиянием уплотненных горизонтов почвы (ортштейновые линзы, скопления камней, оглеенные прослойки и т. п.) деформируется генетически обусловленный тип строения корневой системы сосны обыкновенной. Корни вертикальной ориентации развиваются присущими данной породе темпами лишь в пределах почвенного слоя, ограниченного уплотненным горизонтом. В результате корневая система принимает вполне определенно выраженный поверхностный характер.

Принципиальных изменений в строении корневой системы сосны в возрасте от 14 до 40 лет не наблюдается. Происходит лишь увеличение линейных и радиальных параметров основных корней и соответственно увеличение их массы.

В заключение необходимо отметить, что высокая концентрация корней в верхних горизонтах почвы, хорошие рост, жизненное состояние и развитие надземных органов свидетельствуют об интенсивном освоении подземного пространства и высокой фитоценотической замкнутости изученных фитоценозов в подземной сфере.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев П. В., *Жуков А. Б.* Лесное хозяйство Швеции. М.: Лесная пром-сть, 1961. 154 с. — *Калинин М. И.* Моделирование лесных насаждений: Биометрия и стереометрия. Львов: Вища шк., 1978. 207 с. — *Калинин М. И.* Формирование корневой системы деревьев. М.: Лесная пром-сть, 1983. 152 с. — *Качинский Н. А.* Корневые системы растений в почвах подзолистого типа. — Тр. Моск. обл. с.-х. опытн. ст. М.: Сельхозгиз, 1925, вып. 7. 93 с. — *Красильников П. К.* Методика полевого изучения подземных частей растений. Л.: Наука, 1983. 208 с. — *Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с. — *Молчанов А. А.* Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: Гослестехбумиздат, 1952. 488 с. — *Огиевский В. В.* Влияние условий местоположения на строение корневых систем в 17—20-летних культурах сосны (*Pinus sylvestris* L.) Ленинградской обл. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 11, с. 1613—1618. — *Орлов А. Я.* Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы. — Лесоведение, 1967, № 1, с. 64—70. — *Поздняков Л. К.* Гидрологический режим лиственничных лесов Центральной Якутии. М.: Наука, 1963. 146 с. — *Рахтеенко И. Н.* Корневые системы древесных и кустарниковых пород. М.; Л.: Гослестехбумиздат, 1952. 107 с. — *Рахтеенко И. Н.* Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 254 с. — *Рысин Л. П.* Роль конкуренции между корневыми системами во взаимоотношениях древостоя и подлеска с травяно-кустарничковым ярусом в сложных борах. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 6, с. 820—831. — *Сукачев В. Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники. М.; Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с. — *Цветков В. Ф.*, *Семенов Б. А.* Сосняки Крайнего Севера. М.: Агропромиздат, 1985. 116 с. — *Якушев Б. И.* Рост и взаимодействие корневых систем древесных и травянистых растений. — В кн.: Эколого-физиологические особенности взаимоотношений растений в растительных сообществах. Минск: Изд-во АН БССР, 1968, с. 91—123. —

Ярмишко В. Т. Оценка состояния подземных органов растений в условиях промышленного загрязнения. — В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. Пущино, 1984, с. 230—231.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Мурманский стационар
Архангельского института леса и лесохимии,
Мончегорск.

Получено 13 I 1986.

УДК 539.22 : 531.42 : 58 : 581.44 (235.31)

Бот. журн., т. 72, № 4

Н. М. Деева

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

N. M. DEYEVA. STRUCTURE OF PHYTOMASS OF SYLVAN PHYTOCOENOSES IN THE NORTH-WESTERN PART OF PUTORANA PLATEAU

Изложены результаты исследований по определению запасов и годичного прироста растительной массы ряда лесных сообществ северо-западной части плато Путорана. Изучены характер пространственного размещения растительной массы и особенности ее фракционного состава. Выявлены некоторые закономерности в распределении надземной и подземной массы исследуемых сообществ.

К настоящему времени накоплен обширный материал по продуктивности лесов таежной зоны СССР, тогда как для лесных сообществ равнинных и особенно горных районов лесотундры и самой северной части таежной зоны подобные сведения немногочисленны. Наименее изучены в этом отношении лиственничные леса. Несмотря на то что эти леса занимают наибольшую площадь лесной территории СССР (на долю лесов с преобладанием лиственницы приходится 38 % покрытой лесом площади СССР, в то время как сосновые леса занимают 16, еловые — 12 %; см. Поздняков, 1975), данных по запасам растительной массы лиственничных лесов и редколесий гораздо меньше, чем для еловых и сосновых лесов. И совсем мало работ, в которых приводятся сведения о величинах годичного прироста растительной массы лиственничников.

В лиственничном редколесье самого северного на земном шаре лесного массива «Ары-Мас», занимающего интразональный участок в подзоне кустарниковых тундр Восточного Таймыра, запасы надземной растительной массы достигают 322.8 ц/га (возд.-сух. вес), в лиственничной редине — 138.8 (Игнатенко и др., 1973). По данным А. Ф. Гашевой (1974), П. Л. Горчаковского и Н. И. Андреяшкиной (1975), запасы надземной фитомассы некоторых лиственничных редколесий лесотундры Зауралья (стационар «Харп») составляют 33.8—115.2 ц/га (возд.-сух. вес). Л. К. Поздняков с соавторами (1969) определил, что запасы надземного органического вещества в лиственничных лесах Якутии достигают 253—1437, в березовых лесах — 159—473 ц/га (абс. сух. вес). В спелых зеленомошных лиственничниках Эвенкии при сомкнутости крон 0.5—0.6, надземная фитомасса насаждения — 1100, в сфагновых при сомкнутости крон 0.3—0.4 — 820 ц/га (Фалалеев, Красиков, 1983). Запасы надземной растительной массы в основных типах лиственничников юга Магаданской обл. колеблются от 220.8 до 2013.2 ц/га (абс. сух. вес, Москалюк, 1979, 1980). В лиственничных редколесьях Крайнего северо-востока СССР надземная фитомасса составляет 190—597, в лиственничных лесах — 638—1856 ц/га (Пугачев, 1983). В надземной сфере хвойных лесов Хибинских гор накапливается 722.0—1467.3 ц/га живой растительной массы (абс. сух. вес), в чернично-вороничном березняке — 249.5 (Чепурко, 1966, 1971). В лиственничных лесах юго-западной части плато Путорана (район оз. Някшингда) запасы надземной фитомассы (без учета массы мохово-лишайникового яруса) достигают 232.0—377.5 ц/га (абс. сух. вес), в лиственничной редине — 89.2, в березовом криволесье — 237.0 (Паутова, 1976).

В данной работе приводятся результаты сравнительного анализа запасов и структуры растительной массы наиболее распространенных фитоценозов лесного пояса в северо-западной части плато Путорана (район оз. Капчук): бруснично-голубично-зеленомошного лиственничника с *Alnus fruticosa* (70 м над ур. м.), кустарничково-лишайникового березового криволесья с *A. fruticosa* и *Betula nana* (120 м над ур. м.), кустарничково-лишайникового березового криволесья (125 м над ур. м), кустарничкового березового криволесья с *Alnus fruticosa* (300 м над ур. м.). Краткая физико-географическая характеристика района и геоботанические описания объектов исследования приведены в статье Н. М. Деевой (1985). Определение запасов растительной массы осуществляли по общепринятым методикам (Молчанов, Смирнов, 1967; Родин и др., 1968). Годичный прирост массы мхов и лишайников подсчитывали с учетом данных В. И. Левиной (1960) и Г. Е. Вильчек (1984).

Максимальное количество общего органического вещества накапливается в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике (1247.7 ц/га), расположенном в аккумулятивном ландшафте, где экологические условия для произрастания древесной растительности наиболее оптимальны. Наименьшее количество растительной массы — в сообществах автономных ландшафтов (в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье — 265, кустарничково-лишайниковом лиственничном редколесье — 303.2 ц/га). Преобладание надземной растительной массы отмечено только в зеленомошном лиственничнике (отношение надземной массы к подземной — 1.7 : 1). В лиственничном редколесье в надземной и подземной сферах накапливается равное количество органического вещества. В кустарничково-лишайниковом березовом криволесье отношение этих масс составляет 1 : 1.8, в кустарничковом березовом криволесье — 1 : 2.5. Таким образом, по мере возрастания высоты над уровнем моря в сообществах увеличивается доля подземной массы.

По данным Н. Л. Чепурко (1971), в березняках Хибинских гор надземная масса превышает подземную в 2.9—3.8 раза, в ельниках —в 3.5—3.6. В лиственничных лесах юга Магаданской обл. доля надземной массы составляет 37.7—53.0 % от общего запаса органического вещества. В лиственничных редколесьях Приобской лесотундры отмечено преобладание подземной массы в 2.5—9 раз (Гашева, 1974; Горчаковский, Андреяшкина, 1975). В лиственничных редколесьях и рединах лесного массива «Ары-Мас» также преобладает подземная масса (Игнатенко и др., 1973).

Сведения о запасах и вертикальном распределении надземной растительной массы представлены в табл. 1. Наибольшее количество надземной фитомассы — в зеленомошном лиственничнике (759.6 ц/га), наименьшее — в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье (91.0) ц/га.

В вертикальной структуре надземной фитомассы исследуемых лесных сообществ имеются существенные различия. В зеленомошном лиственничнике и кустарничковом березовом криволесье основу этой массы образует древесный ярус, на долю которого приходится 73.9 и 71.4 % соответственно. Доля лишайникового мохового яруса в данных фитоценозах составляет 14.7 и 6.5, кустарникового — 9.3 и 11.9, травяно-кустарничкового — 2.1—10.2 %. В лиственничном редколесье более половины надземной фитомассы продуцируется мохово-лишайниковым ярусом, при этом 98.5 % массы яруса составляют лишайники. На долю древесного яруса здесь приходится лишь 24.7, кустарникового — 17.3, травяно-кустарничкового — 6.3 %. В кустарничково-лишайниковом березовом криволесье примерно равное участие в формировании надземной фитомассы принимают и мохово-лишайниковый и древесный ярусы (45.2 и 41.0 %). Таким образом, одной из особенностей вертикального распределения надземной массы редкостойных лесных сообществ северо-запада плато Путорана является накопление большого количества растительной массы в напочвенном покрове.

Остановимся на более детальном рассмотрении структуры живой надземной массы в исследуемых сообществах (табл. 2). Основная доля фитомассы древесного яруса формируется стволовой древесиной, при этом наименьшая ее часть

ТАБЛИЦА 1

Распределение надземной растительной массы по ярусам в исследуемых сообществах (ц/га абс. сух. веса)

Сообщество	Надземная растительная масса		Годичный прирост надземной массы	Масса ассимилирующих частей растений
	общая	живая		
Древесный ярус				
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *Alnus fruticosa*	585.4	555.4	27.9	12.3
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *A. fruticosa* и *Betula nana*	37.4	35.4	2.4	1.0
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	38.5	36.3	3.2	2.7
Кустарничковое березовое криволесье с *A. fruticosa*	91.5	87.0	4.8	2.8
Кустарниковый ярус				
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *A. fruticosa*	73.7	71.6	6.3	4.8
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *A. fruticosa* и *Betula nana*	26.2	25.4	2.9	2.5
Кустарничковое березовое криволесье с *A. fruticosa*	15.2	14.5	1.4	1.1
Травяно-кустарничковый ярус				
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *A. fruticosa*	16.5	16.3	4.2	7.4
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *A. fruticosa* и *Betula nana*	9.5	8.8	2.6	4.6
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	12.9	12.3	2.7	3.8
Кустарничковое березовое криволесье с *A. fruticosa*	13.1	12.3	3.5	3.8
Мохово-лишайниковый ярус				
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *A. fruticosa*	116.3	116.3	16.9	116.0
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *A. fruticosa* и *Betula nana*	78.1	78.1	4.0	1.2
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	42.4	42.4	2.5	3.4
Кустарничковое березовое криволесье с *A. fruticosa*	8.3	8.3	0.9	4.5
В целом по сообществу				
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *A. fruticosa*	791.9	759.6	55.3	140.5
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *A. fruticosa* и *Betula nana*	151.2	147.7	11.9	9.3
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	93.8	91.0	8.4	9.9
Кустарничковое березовое криволесье с *A. fruticosa*	128.1	122.1	10.6	12.2

отмечена в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье (68 %), наибольшая — в зеленомошном лиственничнике (92 %). Последнее сообщество характеризуется малым удельным весом ветвей в фитомассе древесного яруса (6 %). С ухудшением почвенно-экологических условий доля ветвей возрастает в 2—4 раза, достигая 25 % фитомассы яруса в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье. Доля хвои (листьев) в растительной массе древесного яруса сообществ составляет 2—3 %, за исключением кустарничково-лишайни-

ТАБЛИЦА 2

Фракционное распределение живой надземной фитомассы в исследуемых сообществах (ц/га абс. сух. веса)

Сообщество	Древесный ярус				Кустарниковый ярус			Травяно-кустарничковый ярус			В целом по сообществу		
	листья (хвоя)	ветви	стволы	всего	листья (хвоя)	ветви	всего	листья	ветви, стебли	всего	листья (хвоя)	ветви, стволы, стебли	всего
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *Alnus fruticosa*	12.3/2.0	30.6/6.0	512.5/92.0	555.4/100	4.8/7	66.8/93	71.6/100	7.4/45	8.9/55	16.3/100	24.5/4	618.8/96	643.3/100
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *A. fruticosa* и *Betula nana*	1.0/3	4.1/12	30.3/85	35.4/100	2.0/13	13.0/87	15.0/100	4.6/52	4.2/48	8.8/100	7.5/14	51.7/86	59.2/100
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	2.7/7	8.9/25	24.7/68	36.3/100	—	—	—	3.8/31	8.5/69	12.3/100	6.5/13	42.1/87	48.6/100
Кустарничковое березовое криволесье с *A. fruticosa*	2.8/3	12.5/15	71.7/82	87.0/100	1.1/8	13.4/92	14.5/100	3.8/31	8.5/69	12.3/100	7.7/7	106.1/93	113.8/100

Примечание. В числителе — фитомасса, в знаменателе — процент.

кового березового криволесья, где она возрастает до 7 %. По данным Позднякова с соавторами (1969), в разреженных лиственничных лесах Якутии доля хвои, выраженная в процентах к надземной фитомассе древостоя, составляет 2—2.9 %. В кустарниковом ярусе доля листьев возрастает до 7—10, а в травяно-кустарничковом ярусе на листья приходится уже до 31 % фитомассы данного яруса — в лиственничных лесах и до 52 % — в березовых. Следовательно, при перемещении от древесного яруса к травяно-кустарничковому наблюдается резкое возрастание доли листьев в массе каждого из ярусов. Среди кустарничков наиболее высокий процент листовой массы выявлен у *Vaccinium vitis-idaea* и *Arctostaphylos alpina* — до 70 % всей их надземной фитомассы, у *Vaccinium uliginosum* — до 25—28, у *Ledum palustre* — 33—35, у *Empetrum nigrum* — 42 %. Доля листьев в надземной массе сообществ (с учетом всех ярусов) возрастает по мере ухудшения почвенно-экологических условий (от 4 % в зеленомошном лиственничнике до 13.4 % в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье). Доля всей зеленой массы в лесных фитоценозах колеблется от 6.2 до 17.8 %, при этом основная ее часть в зеленомошном лиственничнике образуется зеленой частью мхов, в остальных сообществах главная роль в формировании зеленой массы принадлежит листьям.

Основу фитомассы травяно-кустарничкового яруса всех сообществ формирует *Vaccinium uliginosum*, в зеленомошном лиственничнике первое место вместе с голубикой делит *Ledum palustre*. Участие трав в создании массы данного яруса несущественно. Надземная масса лишайниково-мохового яруса зеленомошного лиственничника образована в основном двумя видами — *Pleurozium schreberi* и *Hylo-*

ТАБЛИЦА 3

Фракционное распределение подземной растительной массы в исследуемых сообществах (ц/га абс. сух. веса)

Фракция	Руснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *Alnus fruticosa*	Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *Alnus fruticosa* и *Betula nana*	Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	Кустарничковое березовое криволесье с *Alnus fruticosa*
Корни деревьев	181.6	11.0	20.3	51.9
Корни кустарников	18.5	5.1	3.5	3.5
Корни трав, кустарничков и отмершие растительные остатки	225.0	135.9	150.9	270.3
Отмершие части мхов и лишайников	25.0	43.5	77.4	59.6

comium splendens. Ведущая роль в формировании массы мохово-лишайникового яруса в лиственничном редколесье и в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье принадлежит *Cladina stellaris*, в меньшей степени — *C. rangiferina* и *Cetraria islandica*. В кустарничковом березовом криволесье мохово-лишайниковый ярус развит слабее, здесь преобладают *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*. Из приведенного материала следует, что основу растительной массы каждого яруса исследуемых сообществ слагают 1—2 вида.

Данные по количественному учету подземной массы исследуемых сообществ представлены в табл. 3. Запасы этой массы колеблются от 455.8 ц/га (зеленомошный лиственничник) до 152.0 (лиственничное редколесье). В лесах северо-запада плато Путорана корни проникают в почву до глубины 35—40 см. Основная часть подземной массы находится в слое почвы 0—10 см (до 85 %), в слое почвы 0—20 см — 90—99 %. В подземной массе сообществ значительную долю составляют отмершие части мхов и лишайников (до 28.6—45.2 % — в лиственничном редколесье и кустарничково-лишайниковом березовом криволесье). В зеленомошном лиственничнике доля корней древесных растений достигает 39.8 % от общего запаса подземной массы, в лиственничном редколесье — 7.2. На корни кустарников приходится 1.1—4.1 % подземного органического вещества сообществ.

Важным показателем функционирования фитоценозов является годичный прирост фитомассы. В связи с тем, что прирост мхов и лишайников мы специально не изучали, величины годичного прироста надземной фитомассы исследуемых сообществ следует рассматривать как ориентировочные. Проведенные расчеты показали, что максимальный прирост надземной растительной массы в зеленомошном лиственничнике (55.3 ц/га), минимальный — в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье (8.4 ц/га). Доля годичной продукции в общем запасе надземной массы сообществ составляет 7.3—9.2 %. Годичная продукция в надземной части лиственничных редколесий Крайнего северо-востока СССР достигает 14—25, в лиственничных лесах — 20—64 ц/га (Пугачев, 1983). В кустарничково-моховом березовом редколесье Кольского полуострова надземная фитомасса за период вегетации нарастает на 15.73 ц/га (9.8 % от всей надземной фитомассы, Манаков, 1970). Годичная продукция лесных фитоценозов в автономных ландшафтах Хибинских гор достигает 17.1—48.5 ц/га (Никонов, 1985).

Данные, отражающие структуру годичного прироста надземной фитомассы сообществ, представлены в табл. 4. В зеленомошном лиственничнике 50.4 % данного прироста образовано древесным ярусом, 30.6 — лишайниково-моховым. В кустарничковом березовом криволесье первое место в создании годичной продукции также принадлежит древесному ярусу (45.3 %), второе — травяно-кустарничковому (33.0 %). В кустарничково-лишайниковом березовом криволесье доля древесного яруса снижается до 38.1 %. В лиственничном редколесье бóльшая часть ежегодного прироста формируется мохово-лишайниковым ярусом (33.6 %), вклад древесного яруса составляет всего 20.2 %. Главная роль

ТАБЛИЦА 4

Структура годичного прироста надземной растительной массы в исследуемых сообществах (ц/га абс. сух. веса)

Ярус	Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *Alnus fruticosa*	Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *Alnus fruticosa* и *Betula nana*	Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	Кустарничковое березовое криволесье с *Alnus fruticosa*
Древесный	27.9	2.4	3.2	4.8
Кустарниковый	6.3	2.9	—	1.4
Травяно-кустарничковый	4.2	2.6	2.7	3.5
Мохово-лишайниковый	16.9	4.0	2.5	0.9
Итого по всем ярусам	55.3	11.9	8.4	10.6

в создании годичной продукции сообществ принадлежит фотосинтезирующим органам. Вклад хвои (листьев) в годичный прирост массы древесного яруса в лиственничных лесах достигает 37.5—44.0, в березовых криволесьях — 60—84 %. В общем приросте кустарникового яруса на долю листьев приходится 79—91, травяно-кустарничкового яруса — 76.0—88.5 %.

В заключение отметим, что общие запасы органической массы в исследуемых лесных сообществах северо-запада плато Путорана колеблются от 265.0 до 1247.7 ц/га. Значительна роль подземной массы, особенно в березовых криволесьях, где она превышает надземную в 1.8—2.5 раза. Выявлены существенные различия в вертикальной структуре надземной массы сообществ. В зеленомошном лиственничнике на долю древесного яруса приходится 73.9 надземной фитомассы, в лиственничном редколесье — всего 24.7 %; здесь резко возрастает роль напочвенного покрова. Основа органической массы каждого яруса слагается 1—2 видами. Надземная масса изученных сообществ ежегодно обновляется на 7.3—9.2 %.

ЛИТЕРАТУРА

Вильчек Г. Е. О продуктивности тундровых фитоценозов окрестностей мыса Харасавэй. — Биол. науки, 1984, № 7, с. 67—71. — *Гашева А. Ф.* Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара «Харп». — В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1974, с. 106—107. — *Горчаковский П. Л.*, *Андреяшкина Н. И.* Изучение первичной продуктивности сообществ лесотундры на стационаре «Харп». — В кн.: Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975, вып. 1, с. 25—33. — *Деева Н. М.* Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Путорана. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 54—58. — *Игнатенко И. В.*, *Кнорре А. В.*, *Ловелиус Н. В.*, *Норин Б. Н.* Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива «Ары-Мас». — Экология, 1973, № 3, с. 36—43. — *Левина В. И.* Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 3, с. 418—423. — *Манаков К. Н.* Элементы биологического круговорота на Полярном Севере. Л.: Наука, 1970. 160 с. — *Молчанов А. А.*, *Смирнов В. В.* Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 59 с. — *Москалюк Т. А.* Запасы и структура растительной массы в основных типах лиственничников Северного Охотоморья. — В кн.: Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 16—27. — *Москалюк Т. А.* Запас и структура растительной массы древостоев в основных типах лиственничников Северного Охотоморья. — Лесоведение, 1980, № 2, с. 32—39. — *Никонов В. В.* Общие особенности первичной биологической продуктивности и биогеохимических циклов на Крайнем Севере (на примере Кольского полуострова). — В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985, с. 79—90. — *Паутова В. Н.* Надземная масса и транспирация растений некоторых сообществ в зоне тундролесья. — В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана (Путоранская озерная провинция): Тр. Лимнолог. ин-та. Т. 22 (42). Новосибирск: Наука, 1976, с. 92—128. — *Поздняков Л. К.* Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с. — *Поздняков Л. К.*, *Протопопов В. В.*, *Горбатенко В. М.* Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1969. 155 с. — *Пугачев А. А.* Продуктивность растительного покрова Крайнего северо-востока СССР. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симп. Ч. 1. Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983, с. 209—210. — *Родин Л. Е.*, *Ремезов Н. П.*, *Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 1968. 143 с. — *Фалалеев Э. Н.*, *Красиков И. И.* Продуктивность надземной фитомассы лиственничников Эвенкии. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симп. Ч. 1. Магадан: Изд-во ДВНЦ

АН СССР, 1983, с. 212—213. — *Чепурко Н. Л.* Биологическая продуктивность и потребление минеральных элементов в лесных и тундровых ландшафтах Хибинских гор. — Вест. МГУ. Сер. геогр., 1966, № 1, с. 59—66. — *Чепурко Н. Л.* Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 213—219.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 V 1986.

УДК 632.937.2 (22) : 582.542.1

Бот. журн., т. 72, № 4

С. И. Калинина, Г. Ф. Лайдинен

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИРОДНЫХ ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *FESTUCA PRATENSIS* И *DACTYLIS GLOMERATA* (*POACEAE*)

S. I. KALININA, G. F. LAIDINEN. VARIABILITY OF NATURAL ISLAND POPULATIONS OF *FESTUCA PRATENSIS* AND *DACTYLIS GLOMERATA* (*POACEAE*)

По количественным признакам генеративного побега изучены природные популяции *Festuca pratensis* и *Dactylis glomerata*, формирующиеся в условиях изоляции на островах Ладожского и Онежского озер. Показана значительная внутрипопуляционная изменчивость островных популяций. Межпопуляционная изменчивость морфологических признаков *F. pratensis* на уровне или выше внутрипопуляционной, а *D. glomerata* — ниже. Фенотипическая изменчивость больше у популяций *F. pratensis* островов Онежского озера.

В Карелии расширение площади кормовых угодий решается посредством мелиорации заболоченных земель, среди которых болота являются первоочередными объектами осушения и освоения (Пьявченко и др., 1980). Обладая высоким потенциальным плодородием, торфяные почвы характеризуются своеобразным водно-воздушным и тепловым режимами, ограничивающими ассортимент культивируемых на них видов растений. Для торфяных почв необходимы виды, рано- и быстроотрастающие с весны, устойчивые к заморозкам, зимостойкие. Наиболее устойчивы и урожайны на этих почвах многолетние травы, однако специализированных сортов для торфяных почв Карелии пока нет.

Важнейшим источником пополнения видового и сортового разнообразия кормовых растений является дикорастущая флора. Известно, что дикорастущие популяции, исторически сложившиеся в природе, больше приспособлены к местным климатическим условиям, включают в себя много разнообразных форм, различающихся биолого-экологическими свойствами (Щенкова, 1961; Вавилов, 1965; Винниченко, 1967; Медведев, 1973). Широкий поиск многолетних злаковых и бобовых трав из дикорастущих и одичавших травостоев материковой части Карелии и последующее их изучение в культуре на разных типах почв провела Е. Ф. Винниченко с сотрудниками (1956; Винниченко, 1957, 1959, 1967). В результате исследований получены сорта для минеральных почв: *Festuca pratensis* Huds. Карельская, *Dactylis glomerata* L. Петрозаводская.

М. Л. Раменская (1958) и В. Д. Лопатин (1971) по богатству видового состава выделили луга островов Ладожского и Онежского озер. Островные популяции, сформировавшиеся в условиях географической изоляции, представляют особый интерес, так как изоляция определяет появление адаптационных сдвигов, способствует накоплению новых мутаций, изменению норм реакции (Воронцов, 1968; Завадский, 1968; Грант, 1984), поэтому мы проводили изучение луговых злаковых трав островов Ладожского и Онежского озер и сбор семян для создания коллекции на осушенном торфянике юга Карелии с целью отбора наиболее устойчивых и продуктивных форм. Луговые злаковые травы на островах представлены одичавшими или дикорастущими популяциями. Согласно исследованиям Раменской (1983), *F. pratensis* и *D. glomerata* — представители аборигенной флоры, апофиты. Эти виды в естественных сообществах встречаются на лугах и опушках в южной части Карело-Мурманского флори-

ТАБЛИЦА 1

Основные характеристики климатических условий Ладожского и Онежского озер («Справочник по климату СССР», 1965, 1968)

Показатель	Ладожское озеро, о. Валаам	Онежское озеро, мест. Клименицы
Среднегодовая температура воздуха, С°	3.6	2.4
Температура самого теплого месяца (июль), С°	16.4	15.8
Продолжительность безморозного периода, дни	158	138
Период со среднесуточной температурой воздуха, дни:		
выше 5°	163	150
выше 10°	108	96
Дата перехода среднесуточной температуры через:		
5°	2.05	10.05
10°	13.09	9.09
Сумма активных температур:		
выше 5°	1966	1758
выше 10°	1555	1355
Осадки, мм:		
за год	593	652
за теплый период	263	311

стического района, в подзоне средней тайги (северная граница подзоны проходит почти по 63° с. ш.), к северу редеют и становятся заносными. Следовательно, Карельская АССР — северная граница естественного произрастания данных видов. На периферии ареалов нередко обособляются особи с рецессивными признаками (Вавилов, 1965), изменчивость признаков снижается (Магомедмирзаев, 1978). Тем не менее, по мнению К. М. Завадского (1968), видообразовательный процесс нередко оказывается приуроченным к периферии ареала.

Острова Ладожского и Онежского озер входят в один район как по геоботаническому (средняя полоса темнохвойной тайги), так и агроклиматическому (подрайон IV^{6}) районированию («Озера Карелии», 1959; Распопов и др., 1969; «Агроклиматические ресурсы. . .», 1974). Однако при многих общих чертах имеются отличия как климатических (табл. 1), так и почвенных условий островов бассейнов Ладожского и Онежского озер. Все острова Ладожского озера имеют общее геологическое происхождение. Почвы островов специально не обследовались, но имеются сведения по о. Валаам. По данным И. П. Лазаревой и Р. М. Морозовой (1983), почвенный покров островов формируют почвы, принадлежащие к шести типам — бурые лесные, подзолистые, болотно-подзолистые, глееземы, торфяные болотные низинные и торфяные болотные верховые. Преобладающие почвы — бурые лесные, кислые и сильнокислые грубогумусные, в большинстве сильно каменистые, маломощные, но отличаются высокой биологической активностью. На островах Валаамского архипелага освоение территории происходило также путем создания человеком новых насыпных почв для садов, питомников, огородов. Для культурного слоя использовали торф, привозную землю, а также элювий диабазов местного происхождения.

Почвы островов бассейна Онежского озера еще более неоднородны. Заонежский полуостров характеризуется преобладанием суглинистых валунно-каменистых подзолистых почв. В восточной части полуострова распространены темноцветные дерновые литогенные шунгитовые почвы («Почвы Карелии», 1981).

На островах Ладожского озера были обследованы 12, на островах Онежского озера — 10 участков, изолированных друг от друга лесом, скалами или водой (табл. 2), поэтому на каждом участке вид рассматривается как самостоятельная популяция, которая имеет номер участка. На обследованной территории почвы минеральные, в основном кислые (pH 4.1—5.5), с высокой гидролитической кислотностью (2.3—11.1 мг-экв на 100 г почвы), обедненные поглощенными основаниями (5.2—28.0 мг-экв на 100 г почвы). Исключение составляют участки № 14 и 22, почвы которых со слабокислой и нейтральной реакциями почвенного раствора, с высокой степенью насыщенности основаниями, что является характерной особенностью высокоплодородных шунгитовых почв. На участках № 20 и 21 также шунгитовые почвы, но, судя по агрохимическому анализу, они относятся к оподзоленным шунгитовым малоплодородным почвам («Почвы Карелии», 1981). Наибольшее число цветковых растений (19—44 вида) выявлено в травостоях островов Ладожского озера, Онежского — лишь 14—24 вида, причем большим числом видов представлено разнотравье, затем злаки и на последнем месте — бобовые. Как на островах Ладожского, так и Онежского озер *D. glomerata* в большинстве ценозов — доминант или содоминант. Ее проективное покрытие в травостое островов Ладожского озера — от 5 до 70, Онежского — от 5 до 45 %. *F. pratensis* в обследованных ценозах находилась в меньшем обилии, чем *D. glomerata* выступая лишь в некоторых ценозах содоминантом. На островах Ладожского озера это участие от единичного присутствия до 25, Онежского — от единичного присутствия до 10 % проективного покрытия.

Оценку популяций в условиях естественного произрастания проводили по ряду морфологических признаков генеративного побега согласно классификатору сем. *Poaceae* («Классификатор. . .», 1974): длина и толщина стебля, длина и ширина листа, длина соцветия, количество узлов на стебле и толщина узла, длина междоузлий. Размер выборки по *D. glomerata* составил 20—59

ТАБЛИЦА 2

Характеристика места наблюдений

№ участка	Остров	Изучаемый вид	Проективное покрытие вида, %
	Острова Ладожского озера		
1	Валаам, Белый скит	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	25 25
2	Валаам, северо-западная часть острова	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	25 10
3	Валаам, Желтый скит	*Festuca pratensis*	+
4	Валаам, оз. Лестехевоньярви	*Festuca pratensis*	20
5	Валаам, Монастырская бухта	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	20 20
6	То же	*Dactylis glomerata*	Нет данных
7	Путсаари	*Festuca pratensis*	5
8	Самматсаари	*Dactylis glomerata*	50
9	Маркатсимансаари, юго-западный склон	*Dactylis glomerata*	20
10	Маркатсимансаари, центральная часть	*Festuca pratensis*	+
11	Пеллотсаари, северо-восточный склон	*Dactylis glomerata*	40
12	Пелло аари, юго-западный склон	*Dactylis glomerata*	70
	Острова Онежского озера		
13	Большой Климецкий, мыс Конда	*Festuca pratensis*	Нет данных
14	Большой Климецкий, местечко Клименицы	*Festuca pratensis*	10
15	Палеостров	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	5 25
16	Речное	*Festuca pratensis*	5
17	Большой Леликовский	*Festuca pratensis*	+
18	Малый Леликовский	*Festuca pratensis*	5
19	Большой Леликовский, мыс Корба	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	5 20
20	Керк	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	5 45
21	Кижи	*Festuca pratensis*	10
22	Волкостров	*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*	3 5

Примечание. «+» — присутствие в травостое.

ТАБЛИЦА 3

Основные статистики морфологических признаков генеративного побега *F. pratensis*

Популяция	Лимиты внутрипопуляционных коэффициентов вариации, %	Среднее значение признака	Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент межпопуляционной вариации, %	Оценка достоверности разности средних (t_{05} факт.)
Высота генеративного побега, см					
Ладожская	10.1—15.2	106.7	19.6	18.4	0.05
Онежская	7.2—22.3	107.2	21.0	19.6	
Число стеблевых узлов					
Ладожская	9.2—20.2	3.1	0.2	6.2	2.5
Онежская	14.1—24.3	2.8	0.3	12.0	
Толщина стебля, мм					
Ладожская	15.4—28.7	1.5	0.3	22.0	0.6
Онежская	15.2—33.9	1.6	0.4	26.3	
Толщина узла, мм					
Ладожская	10.8—29.0	2.5	0.4	16.0	1.5
Онежская	12.6—35.2	2.2	0.6	27.3	
Длина листа, см					
Ладожская	16.2—29.2	19.0	3.3	17.5	0.5
Онежская	13.4—32.6	20.0	4.3	21.6	
Длина соцветия, см					
Ладожская	9.5—20.3	16.2	3.2	19.4	0.7
Онежская	12.4—30.1	15.0	4.4	29.1	

Примечание. t_{05} теорет. — 2.13.

генеративных побегов в каждой популяции, *F. pratensis* — 10—47. Оценку возможных отклонений количественных признаков у растений мы проводили по сравнению с «нормой» признака (Зайцев, 1983). Под нормой понимается среднеарифметическое значение признака (M), а границы нормы определяются средним квадратическим отклонением (σ) в пределах одного признака ($M \pm \sigma$). Для обоснования отбора популяций, отклоняющихся от нормы, Г. Н. Зайцев (1983) рекомендует учитывать только те величины, которые отклоняются от средней арифметической не менее чем на две и даже три сигмы, т. е. $M = \pm 2-3\ \sigma$.

Наблюдения показали, что у большинства ладожских популяций *F. pratensis* внутрипопуляционная изменчивость высоты растений и количества стеблевых узлов незначительна (табл. 3). Варьируют все другие признаки и особенно длина междоузлий (лимиты коэффициентов вариации от 18.7 до 92.4 %).[1] Межпопуляционная изменчивость всех морфологических признаков, за исключением числа стеблевых узлов, выше, чем внутрипопуляционная. За пределы границ типичности бóльшими значениями высоты и толщины стебля, длины соцветия выходит популяция № 5 (о. Валаам, Монастырская бухта), меньшими значениями толщины стебля и длины соцветия — популяция № 7 (о. Путсаари), более широким листом — популяция № 1 (о. Валаам, Белый скит).

У онежских популяций *F. pratensis* каждый из изучаемых морфологических признаков варьирует в широких пределах как у отдельной популяции, так и в географической группе популяций (табл. 3). Бóльшими значениями высоты побега, толщины узла, длины листа и соцветия выделяется популяция № 16 (о. Речное), толщины стебля и узла, длины листа и соцветия — популяция

---

[1] В статье подробно не обсуждаются значения длины междоузлий, так как, являясь составляющими стебля, в характеристике популяций они второстепенны.

№ 13 (о. Большой Климецкий, мыс Конда, урочище Зиновьево). Популяция № 21 (о. Кижи) уступает другим популяциям по значениям всех морфологических признаков, а популяция № 18 (о. Малый Леликовский) — по толщине узла, длине листа и соцветия. Указанные отклонения выходят за пределы значений интервала типичности географической группы популяций, но не превышают удвоенного квадратического отклонения, т. е. не являются основанием для отбора.

Географические группы (ладожские и онежские) популяций в условиях естественного произрастания достоверно не различаются по морфологическим признакам генеративного побега (см. табл. 3), исключение составляет только число стеблевых узлов, которых больше на генеративном побеге ладожской группы популяций. Но, судя по уровню межпопуляционной изменчивости признаков, разнокачественность популяций *F. pratensis* с островов Онежского озера выше, чем с Ладожского. Следовательно, онежские популяции могут представлять больший интерес для селекционной работы.

Известно, что, проводя отбор растений только по одному из признаков, одновременно затрагивают и многие другие, так как все они в большей или меньшей степени взаимосвязанны. У большинства островных популяций существует сопряженность высоты генеративного побега с толщиной стебля и стеблевого узла, длиной и шириной листа, длиной соцветия. Из 10 изучаемых нами морфологических признаков *F. pratensis* достоверные корреляции отмечены у ладожских популяций для 6—10 пар признаков, у онежских — для 5—9, причем сопряженность данных признаков характерна для большинства ладожских популяций (от 57 до 100 % от числа наблюдаемых) и менее выражена у онежских (от 10 до 80 %). Скоррелированность многих признаков в естественных популяциях травянистых растений отмечала Е. Н. Синская (1963). Исследованиями Т. С. Фадеевой с соавторами (1980) на зерновых культурах показано, что скоррелированность признаков возрастает в условиях, неблагоприятных для выявления генетических потенций сорта.

У ладожских популяций *D. glomerata* внутрипопуляционная изменчивость большинства признаков значительна. Исключение составляют высота растений и число стеблевых узлов (табл. 4). Но межпопуляционная изменчивость меньше. Внутрипопуляционная изменчивость у онежских популяций выше, чем у ладожских, и так же, как у ладожских, меньше межпопуляционная изменчивость. По-видимому, обе островные группы популяций имеют узкую норму адаптивных реакций. Среди ладожских популяций *D. glomerata* выделились две группы, различающиеся нормой типичности по ряду признаков. Группу с большими (но не превышающими $M \pm 2—3\sigma$) значениями составили популяции № 1, 5, 9, 12. Группу с меньшими значениями составили № 6, 11. Среди онежских популяций за пределами границ типичности оказались популяция № 20 (с большими значениями некоторых признаков) и 22 (с меньшими значениями).

Географические группы (ладожская и онежская) популяций достоверно различаются лишь по высоте растений и толщине стеблевого узла (табл. 4). Оба показателя больше у ладожских популяций. Однако у онежских популяций выше варьирование этих признаков. Из 12 изученных морфологических признаков генеративного побега *D. glomerata* высота растений — наиболее скоррелированный признак. Достоверные корреляции отмечены для 8—10 пар у ладожских популяций и 7—10 пар у онежских. Сопряженность высоты растений с другими морфологическими признаками генеративного побега отмечена у 37.5—75 % ладожских и 25—75 % онежских популяций, т. е. географические группы популяций близки по данной оценке, поэтому и ладожские, и онежские популяции могут в равной степени представлять интерес для селекции.

Таким образом, анализ изменчивости количественных признаков генеративного побега видов, различающихся эколого-биологическими свойствами, позволил выявить особенности формирования фенотипа в условиях островной изоляции.

Для *F. pratensis* и *D. glomerata* характерен большой размах внутрипопуляционной изменчивости структуры генеративного побега. Менее варьирующий признак — высота побега. Межпопуляционная изменчивость ряда признаков у *F. pratensis* выше, чем внутрипопуляционная. У *D. glomerata* в отличие от

ТАБЛИЦА 4

Основные статистики морфологических признаков генеративного побега *D. glomerata*

Популяция	Лимиты внутрипопуляционных коэффициентов вариации, %	Среднее значение признака	Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент межпопуляционной вариации, %	Оценка достоверности разности средних (t_{05} факт.)
Высота генеративного побега, см					
Ладожская	6.7—16.8	128.3	6.9	5.3	2.4
Онежская	11.8—23.5	108.4	15.8	14.6	
Число стеблевых узлов					
Ладожская	9.7—17.8	4.3	0.3	7.4	0.7
Онежская	12.6—15.7	4.4	0.2	4.4	
Толщина стебля, мм					
Ладожская	14.7—25.3	3.0	0.3	11.3	0.7
Онежская	15.3—25.3	2.9	0.2	8.3	
Толщина узла, мм					
Ладожская	13.6—21.1	4.2	0.4	8.5	2.5
Онежская	14.8—19.9	3.6	0.4	11.6	
Длина листа, см					
Ладожская	14.5—28.6	25.8	3.4	13.2	—
Онежская		Нет данных			
Ширина листа, мм					
Ладожская	14.8—30.9	6.8	1.0	15.4	—
Онежская		Нет данных			
Длина соцветия, см					
Ладожская	18.2—27.2	13.0	1.2	9.1	0.87
Онежская	17.8—30.6	11.9	2.4	20.0	

Примечание. t_{05} теорет. — 2.23.

F. pratensis характер изменчивости обратный. Следовательно, приспособительные возможности у *F. pratensis* выше, чем у *D. glomerata*.

У *F. pratensis* географические группы популяций достоверно не различаются структурой генеративного побега. Однако у онежских популяций уровень межпопуляционной изменчивости выше, а скоррелированность признаков ниже, чем у ладожских. Очевидно, у онежских популяций больше возможности приспособления при переносе в новые условия окружающей среды.

У *D. glomerata* ладожская группа популяций превосходит онежскую по высоте побега, мощности стеблевого узла, но варьирование этих признаков выше у онежских популяций. Вероятно, обе географические группы популяций могут иметь одинаковый интерес для селекционной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Карельской АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 114 с. — *Вавилов Н. И.* Избранные труды. М.; Л.: Наука, 1965, т. V. 786 с. — *Винниченко Е. Ф.* Биологические особенности кормовых дикорастущих трав в условиях Карелии. — В кн.: Вопросы луговодства и растениеводства Карелии. Петрозаводск, 1957, с. 48—108. — *Винниченко Е. Ф.* Введение в культуру дикорастущих кормовых трав в Карельской АССР. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1959, сер. 6, вып. 7, с. 196—197. — *Винниченко Е. Ф.* Многолетние травы — основной источник кормов. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1967. 150 с. — *Винниченко Е. Ф.*, *Винокурова А. М.*, *Комулайнен А. А.* и др. Введение в культуру дикорастущих трав. Петрозаводск: Карел. гос. изд-во, 1956. 63 с. — *Воронцов Н. Н.* Дивергенция видов на стыках их ареалов. — В кн.: Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск, 1968, с. 202—207. — *Грант В.* Видообразование у растений / Пер. с анг. М.:

Мир, 1984. 528 с. — *Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с. — *Зайцев Г. Н.* Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983. 288 с. — *Классификатор* семейства *Poaceae*. Л., 1974. 14 с. — *Лазарева И. П.*, *Морозова Р. М.* Почвы островов Валаамского архипелага. — В кн.: Природные комплексы Валаама и воздействие на них рекреации. Петрозаводск, 1983, с. 59—77. — *Лопатин В. Д.* Краткий очерк луговой растительности северного Приладожья. — В кн.: Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971, с. 20—55. — *Магомедмирзаев М. М.* Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений. — В кн.: Общая генетика. Т. 3. Эволюционная и популяционная генетика. М., 1978, с. 130—168. — *Медведев П. Ф.* Особенности селекции дикорастущих кормовых трав. — Науч. тр. Сев.-зап. НИИ с. х., 1973, вып. 27, с. 83—95. — *Озера* Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1959. 619 с. — *Почвы* Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1981. 191 с. — *Пьявченко Н. И.*, *Нестеренко И. М.*, *Чесноков В. А.* Мелиорация и природа Севера. Петрозаводск: Карелия, 1980. 75 с. — *Раменская М. Л.* Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1958. 399 с. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 213 с. — *Распопов И. М.*, *Вилинбахов В. Б.*, *Горелова Э. М.*, *Кириллова В. А.* Ладога. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1969. 187 с. — *Синская Е. Н.* Проблема популяций у высших растений. Вып. 2. Л.: Сельхозиздат, 1963. 124 с. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 3. Ч. 2. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 343 с. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 3. Ч. 4. Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 327 с. — *Фадеева Т. С.*, *Гладышева Н. М.*, *Валиев Р. Г.* Анализ сопряженной изменчивости количественных признаков и его значение для селекции. — В кн.: Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев: Наук. думка, 1980, с. 155—162. — *Шенкова М. С.* Дикорастущие кормовые травы в Коми АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 179 с.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 27 I 1986

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.632.2 : 551.781.5 (234.81)

С. В. Викулин

НОВЫЙ ВИД ДУБА ИЗ ПОДРОДА *ERYTHROBALANUS* (*FAGACEAE*) В РАННЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ СЕЛА ПАСЕКОВО (ЮГ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ)

S. V. VIKULIN. A NEW OAK SPECIES OF SUBGENUS *ERYTHROBALANUS* (*FAGACEAE*) IN EARLY OLIGOCENE FLORA FROM PASEKOVO (SOUTH OF THE MIDDLE RUSSIAN UPLAND)

Описывается новый вид дуба из подрода *Erythrobalanus* — *Quercus pseudoalexeevii* — из буроугольных отложений окрестностей с. Пасеково (Воронежская обл., Михайловский р-н). По морфологии листовой пластинки *Q. pseudoalexeevii* близок современным североамериканским *Q. rubra*, *Q. velutina* и *Q. palustris*. Он также имеет сходство с мексиканским *Q. graciliramis*. Пасековскую буроугольную толщу с отпечатками листьев, остатками плодов и семян, древесинами таксодиевых, судя по положению ее в разрезе, а также по составу флоры, предположительно можно считать нижнеолигоценовой.

Настоящая статья является третьей из серии очерков об ископаемых растениях палеогеновых буроугольных отложений с. Пасеково (Воронежская обл., Михайловский р-н) (Викулин, Пнева, 1986; Викулин, 1987). Отпечатки листьев из пасековских бурых углей впервые изучал Я. М. Коваль (1957). Проводили также палинологические исследования (Заклинская, 1953; Чигуряева, 1956; Бланк и др., 1980). В статье Коваля приводится лишь список предварительных определений, а изображения самих растений отсутствуют, коллекция же отпечатков не сохранилась. Возраст флоры, по мнению Коваля (1957), поздний олигоцен—ранний миоцен.

Пасековская флора древнее позднеолигоценовой флоры Змиева, находящейся в 250 км к западу. Примерно на таком же расстоянии к северо-западу от Пасекова находятся песчаники Тима. Тимская флора близка пасековской по возрасту, но, по-видимому, она несколько более древняя (Жилин, 1986). Интересна также связь флоры Пасекова с раннеолигоценовыми флорами Светлогорска и Отрадного (Калининградский п-ов). Общие виды связывают пасековскую флору и с палеогеновыми и неогеновыми флорами Казахстана. Во флоре Пасекова, с одной стороны, присутствует элемент субтропической флоры: *Apocynophyllum helveticum* Heer, *A. firmum* (Heer) Sveshn. et Budants., представители семейств *Bromeliaceae*, *Lauraceae*, *Myrsinaceae*, *Protosequoia* sp. (определение П. И. Дорофеева), *Epacridicarpum* cf. *mudense* M. Chandl. (определение С. В. Викулина и К. П. Проскурина), а с другой — представители мезофильных широколиственных флор олигоцена и миоцена: *Acer tricuspidatum* A. Br. et Agass., *Populus populina* (Brongn.) E. Knobloch, *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Krysht. et Borsuk, *Quercus pseudorobur* Kov., *Nyssa zhilinii* Vikulin et Pneva, *Alnus* cf. *kolymensis* Dorof. Смешанный состав пасековской флоры и связь с эоценовыми и олигоценовыми флорами разных фитогеографических провинций ставят ее в ряд наиболее интересных палеогеновых флор европейской части СССР.

Принимая во внимание стратиграфическое и палеогеографическое значение палеогеновой флоры Пасекова, С. Г. Жилин, С. В. Викулин и В. П. Семенов совершили ряд поездок на месторождение бурого угля в Пасеково (в настоящее время не разрабатываемое) с целью поиска и сбора палеогеновых растений.

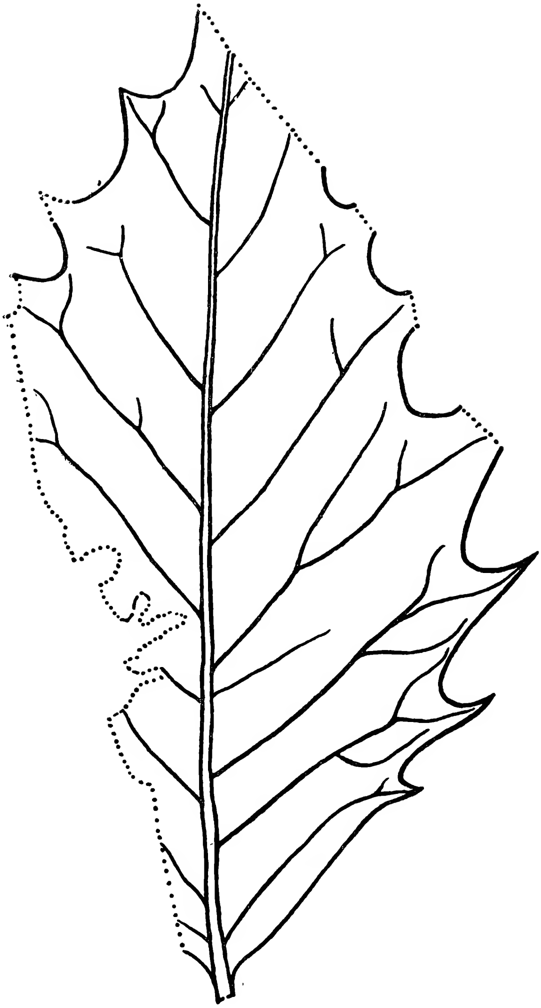


Рис. 1. *Quercus pseudoalexeevii*, голотип, кол. 1392, Пасеково, обр. 10, нат. вел.

В результате полевых работ удалось собрать значительную коллекцию растительных остатков (отпечатки листьев, плодов, семян и древесины), насчитывающую более 400 образцов. Остатки ископаемых растений приурочены к буроугольной пачке, залегающей на границе киевской и харьковской свит (Бланк и др., 1980). Семенов (1965) относит эту толщу к самым верхам верхнего эоцена. Судя по положению в разрезе, а также по составу флоры, можно предположительно отнести пасековские бурые угли к нижнему олигоцену (Викулин, 1987).

В настоящей статье дается описание одного из интересных представителей пасековской палеофлоры — *Quercus pseudoalexeevii* Vikulin sp. nov. Это первая для европейской части СССР находка представителя подрода «красных» дубов с зубчато-лопастными листьями.

Genus *Quercus*

Subgenus *Erythrobalanus*

В настоящее время подрод *Erythrobalanus* ограничен в своем распространении Америкой; до сих пор в ископаемой флоре СССР подрод был представлен тремя видами — *Quercus tsagajanica* Pojark. (мелкозубчатый), *Q. alexeevii* Pojark. (крупнозубчатый) и *Q. neriifolia* A. Br. (цельнокрайный).

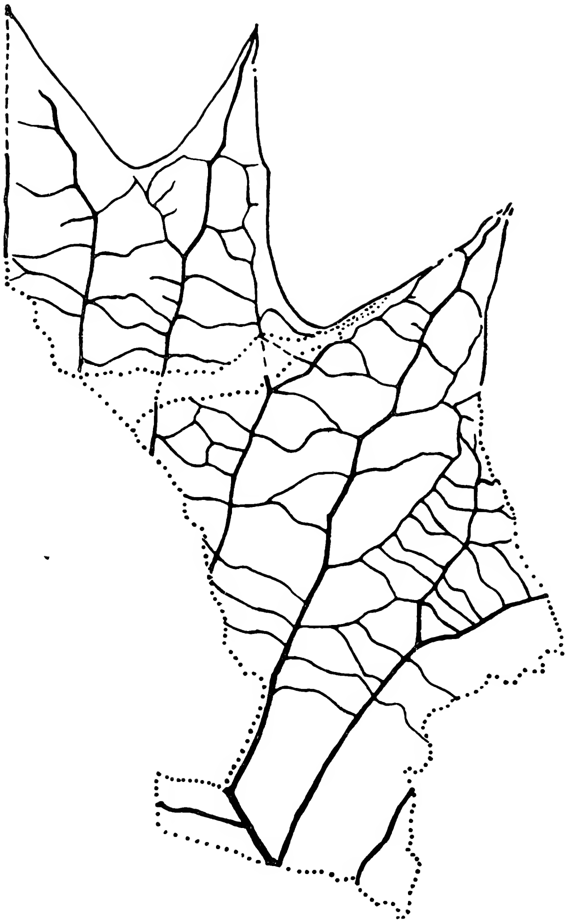


Рис. 2. *Quercus pseudoalexeevii*, отпечаток части листа с сохранившейся третичной сетью жилкования, кол. 1392, Пасеково, обр. 11, ×2.

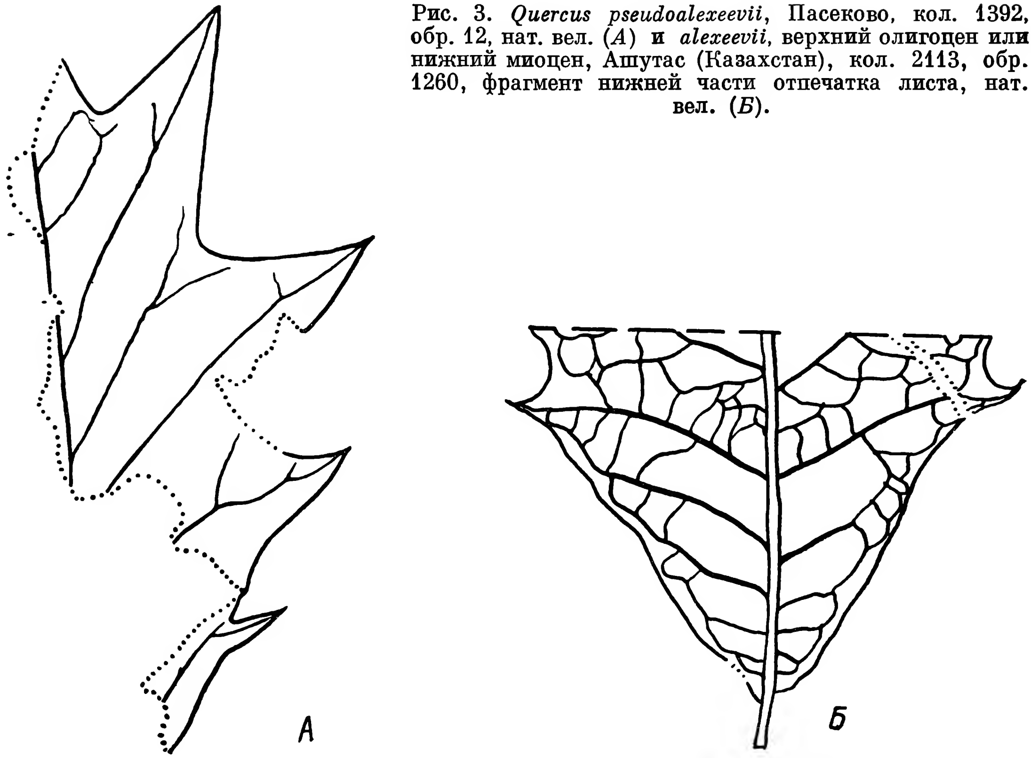


Рис. 3. *Quercus pseudoalexeevii*, Пасеково, кол. 1392, обр. 12, нат. вел. (*А*) и *alexeevii*, верхний олигоцен или нижний миоцен, Ашутас (Казахстан), кол. 2113, обр. 1260, фрагмент нижней части отпечатка листа, нат. вел. (*Б*).

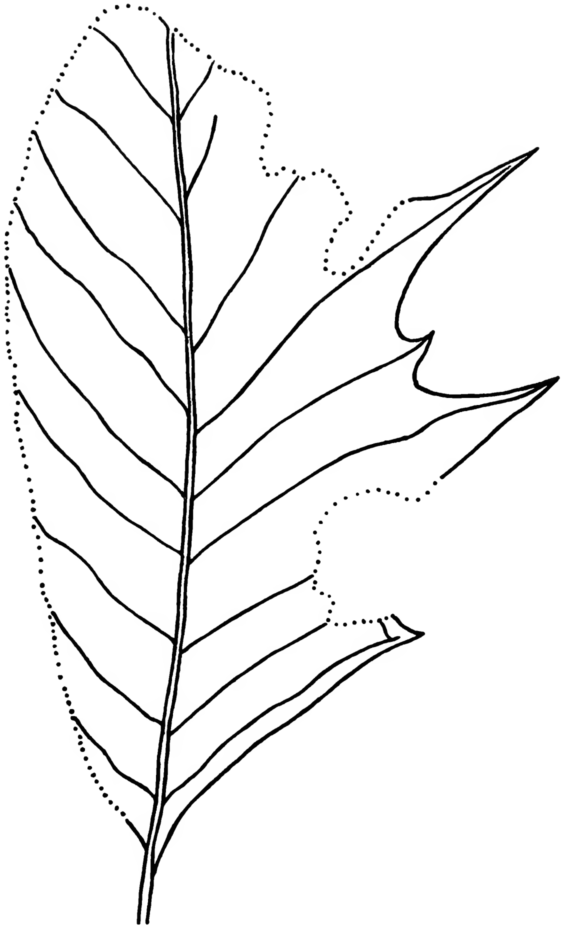


Рис. 4. *Quercus pseudoalexeevii*, кол. 1392, обр. 14, нат. вел.

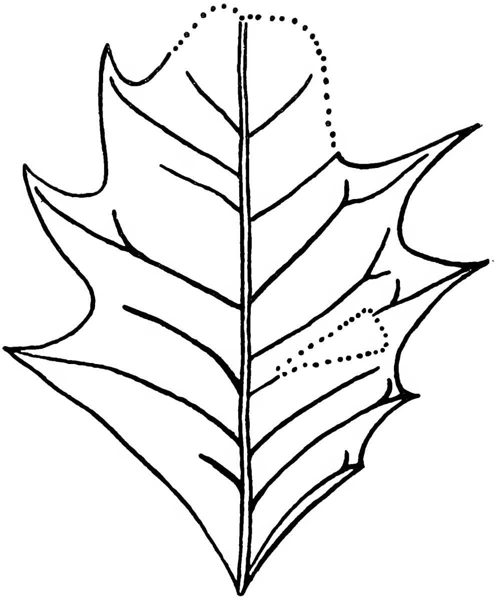


Рис. 5. *Quercus pseudoalexeevii*, кол. 1392, обр. 15, нат. вел.

Quercus pseudoalexeevii Vikulin sp. nov.

(табл. I, *2*, *3*, *5*; табл. II, *2*, *4*, *5*; рис. 1; 2; 3, *A*; 4; 5)

Диагноз. Листья широкоэллиптические, основание клиновидное, верхушка заостренная. Главная жилка сильная. Край листа крупнозубчатый. Зубцы начинаются от основания листа и в них входят первая или вторая пары вторичных жилок. Имеются 1—2 вставочные жилки.

Описание. Листья 8—17 см дл., 4—6 см шир., слегка асимметричные. Зубцы имеют широкотреугольное основание, резко сужены в острое длинное остроконечие, на верхнем зубце обр. 11 заметна короткая щетинка (рис. 2; табл. I, *3*). Самая нижняя пара вторичных жилок входит в зубцы (табл. I, *5*).

Вторичные жилки отстоят друг от друга на разном расстоянии, вставочные жилки короткие. Главная жилка отчетливо выражена на всех отпечатках, боковые отходят под углами, близкими 45°, в числе 10—12 пар. Перед вхождением в зубцы от боковых жилок отходят идущие вверх веточки. Одна-две вставочные жилки, не входящие в зубцы, заканчиваются дуговидными анастомозами у края листа. Более тонкие вставочные жилки (1—2), достигнув примерно половины длины вторичных жилок, теряются в ткани листа. Третичные жилки редкие, образуют крупные ячейки между вторичными жилками.

Голотип. Отпечаток листа, нижний олигоцен, Пасеково, обр. 10, кол. 1392 (БИН) — табл. I, *2*; рис. 1.

Сравнение. Для *Q. pseudoalexeevii* характерно соотношение боковых жилок и зубцов, близкое единице. У *Q. alexeevii* это соотношение всегда больше единицы[1] (Ильинская, 1982). В отличие от *Q. alexeevii* у *Q. pseudoalexeevii* в зубцы входят первые (снизу) или вторые пары вторичных жилок, т. е. зубцы расположены низко, что сближает его с *Q. tsagajanica* из дания Дальнего Востока. Из современных видов к *Q. pseudoalexeevii* ближе всего североамериканские *Q. rubra* L. (табл. I, *1*, *4*), *Q. velutina* Lam. (табл. II, *1*) и *Q. palustris* Muenchh., а также мексиканский *Q. graciliramis* C. H. Muell. (табл. II, *3*), для которых характерны низко относительно основания листа отходящие зубцы, причем бо́льшая часть вторичных жилок заходит в зубцы.[2] *Q. palustris* и *Q. velutina*, близкие по морфологии листовой пластинки ископаемому виду, являются членами таксодиево-ниссовой растительной группировки «гиблых болот» Юго-Востока США. Для этой группировки характерны *Taxodium distichum* (L.) Rich., *T. imbricarium* (Nutt.) R. M. Harper (=*T. ascendens* Brongn.), *Nyssa aquatica* L., *N. sylvatica* Marsh.

Однако третичные сообщества с видами рода *Taxodium*, как отмечают А. Н. Криштофович (Криштофович и др., 1956), И. А. Ильинская (1957) и П. И. Дорофеев (1976), могли быть совершенно особыми. Например, ассоциация Taxodium—Nyssa в палеофлоре Пасекова (Викулин, Пнева, 1986) своеобразна тем, что пасековские *Taxodium* по признакам строения кутикулы листьев близки *T. mucronatum* Ten. — обитателю своеобразных и богатых лесов гор Мексики. В этих горах произрастает также *Q. graciliramis*, являющийся одним из аналогов *Q. pseudoalexeevii*.

Фотографии к статье выполнены Г. И. Петровой, рисунки — автором. Автор признателен Т. Н. Байковской, С. Г. Жилину, И. А. Ильинской, Ю. Л. Меницкому и Н. В. Гурьеву за ценные советы и замечания при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Бланк М. Я., *Зосимович В. Ю.*, *Михелис А. А.* О верхнеэоценовых и олигоценовых образованиях северо-восточной Украины. — Геол. журн., 1980, т. 40, № 4, с. 25—33. — *Викулин С. В.* О раннеолигоценовой флоре Пасекова (юг Среднерусской возвышенности). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 2, с. 146—154. — *Викулин С. В.*, *Пнева Г. П.* *Nyssa zhilinii* (*Nyssaceae*)— новый третичный вид из флоры Пасеково и Ашутаса. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 9, с. 1266—1270. — *Дорофеев П. И.* К систематике третичных *Taxodium*. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 10, с. 1364—1373. — *Жилин С. Г.* Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана. Л.: Наука, 1984. 112 с. — *Жилин С. Г.* Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 76—91. — *Заклинская Е. Д.* Описание некоторых видов пыльцы и спор, выделенных из третичных отложений пасековского карьера Воронежской области. — Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, 1953, вып. 142, сер. геолог., № 59, с. 60—116. — *Ильинская И. А.* Новые данные по олигоценовой флоре горы Ашутас в Казахстане. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 3, с. 395—413. — *Ильинская И. А.* К систематике ископаемых *Fagaceae* СССР (установленных по остаткам листьев и цветков и отпечаткам плодов). — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 20—29. — *Ильинская И. А.* *Quercus* subgen. *Erythrobalanus*. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 102—106. — *Коваль Я. М.* Материалы для изучения полтавского яруса. 2. О пасековском местонахождении буроугольной флоры. — Учен. зап. геолог. фак. Харьков. ун-та, 1957, т. 14, с. 261—268. — *Криштофович А. Н.*, *Палибин И. В.*, *Шапаренко К. К. и др.* Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1956, сер. 8, № 1, с. 1—180. — *Семенов В. П.* Палеоген Воронежской антеклизы. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1965. 279 с. — *Чигуряева А. А.* Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Харьков: Изд-во Харьков. ун-та, 1956. 118 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1986.

---

[1] Для *Q. alexeevii*, как отмечает И. А. Ильинская (1980, 1982), характерны число зубцов, примерно в 2 раза меньшее числа боковых жилок, а также захождение вторичных жилок в зубцы, начиная лишь с третьей, а чаще с четвертой или пятой пар, считая от основания листа (рис. 3, *Б*).

[2] Современный мексиканский *Q. tenuiloba* C. H. Muell., с которым сравнивается *Q. alexeevii* (Ильинская, 1980, 1982), имеет высоко относительно основания отходящие зубцы, в которые заходит не первая-вторая от основания пара вторичных жилок, как у *Q. pseudoalexeevii*, а четвертая-пятая пара вторичных жилок (рис. 3, *Б*).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.52.2 (571)

А. Е. Кожевников

CAREX PACHYSTACHYA (*CYPERACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

A. E. KOZHEVNIKOV. *CAREX PACHYSTACHYA* (*CYPERACEAE*) — THE NEW SPECIES IN THE FLORA OF THE USSR

Сообщается о произрастании в Камчатской обл. нового для флоры СССР вида *Carex pachystachya* из секции *Ovales*, который одновременно является новым для Евразиатского континента.

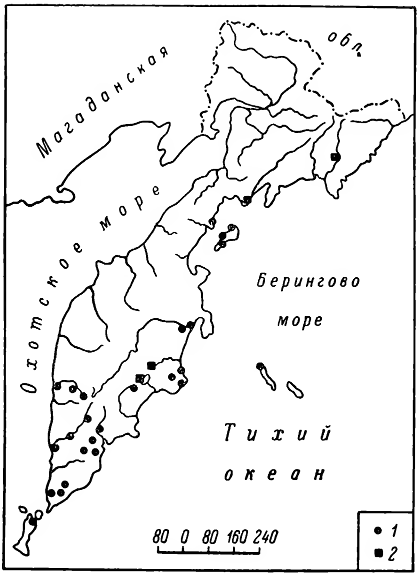
Секция *Ovales* (Kunth) Christ — самая крупная в подроде *Vignea* (Beauv.) Peterm. и представлена преимущественно на Американском континенте, где произрастают 80 из 82 видов, входящих в эту секцию. В Евразии известно лишь 4 вида, в том числе 2 общих с видами Америки — преимущественно американская *Carex macloviana* D'Urv., распространенная в Исландии и Скандинавии, и евразиатская *C. leporina* L., известная в Северной Америке в качестве заносного растения, а также 2 исключительно дальневосточных вида — *C. maackii* Maxim. и *C. pyrophila* Gand. Последний принадлежит к сложному циклу близких видов из родства *C. pachystachya* Cham. ex Steud. — *C. macloviana* (Mackenzie, 1931; Егорова, 1966; Abrams, 1968; Hultén, 1968; Chater, 1980).

Дальневосточные растения, относимые ранее то к *C. pachystachya* (Kükenthal, 1909; Кречетович, 1935), описанной с Алеутских островов (о. Уналашка) и распространенной на западе Северной Америки, то к *C. macloviana* (Комаров, 1927), описанной с Фолклендских (Мальвинских) островов и распространенной на востоке Северной и юге Южной Америки, представляют в действительности, как установила Т. В. Егорова (1966), обособленную географическую расу *C. pyrophila*, отличающуюся от *C. pachystachya* более мелкими размерами общего соцветия и мешочков, а также степенью растопыренности зрелых мешочков (см. таблицу). *C. pyrophila* описана с п-ова Камчатка (кальдера вулкана Узон), где является довольно обычным растением, кроме того, известна с Командорских и Северных Курильских островов (см. рисунок).

При обработке дальневосточных коллекций в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, LE), Главного ботанического сада АН СССР (ГБС, МНА), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ, MW) и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (БПИ, VLA) выяснилось, что на всем своем ареале *C. pyrophila*

Основные диагностические признаки *Carex pyrophila* и *C. pachystachya*

Диагностические признаки	*C. pyrophila*	*C. pachystachya*	
		из Сев. Америки	с Дальнего Востока СССР
Общее соцветие, см дл.	1.2—1.5	1.5—2.5	1.5—2.0
Мешочки, мм дл.	3.2—3.6	4.0—5.0	3.8—4.3
Степень отклоненности мешочков от оси колоска, угол в град	Более 45	Менее 45	Менее 45
Пыльники, мм дл.	1.2—1.6	2.1—2.6	2.0—2.2



Ареал *Carex pyrophila* и распространение *C. pachystachya* в Камчатской обл.

1 — C. pyrophila, 2 — C. pachystachya.

представлена вполне однородным материалом. В то же время в гербарии БПИ среди недавних сборов по *C. pyrophila* были выявлены 4 образца, хорошо выделяющиеся габитуально и характеризующиеся более крупными размерами общего соцветия и мешочков: Камчатская обл., Корякский автономный округ, Олюторский р-н, окр. пос. Ачайваям, 9 VIII 1975, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч; южный берег бухты Гека, западнее мыса Ара, морской берег, супралитораль, злаково-разнотравный луг с редкими кустами *Salix udensis*, часто, 2 VIII 1976; Елизовский р-н, верховья р. Сторож, в 30 км севернее Кроноцкого озера, 1985, Л. И. Рассохина; Кроноцкий гос. заповедник, Озерно-Кроноцкое лесничество, западное побережье Кроноцкого озера, на береговых валах в заливе Узон, 6 IX 1982, В. В. Якубов.

По комплексу признаков они соответствуют растениям *C. pachystachya* из Северной Америки и, как показало сравнение с соответствующими образцами *C. pachystachya* из Северной Америки, хранящимися в БИНе, внешне вполне с ними сходны (см. таблицу). Вместе с тем надо отметить, что боковые колоски у исследуемых нами растений несколько крупнее — 0.7—1.0, а не 0.5—0.8 см дл., как у американских растений. Поскольку *C. pachystachya* в сущности представляет собой новый для флоры СССР вид, считаем целесообразным привести номенклатурную цитату и краткое морфологическое описание.

C. pachystachya Cham. ex Steud. 1855, Syn. Pl. Glum., 2 : 197. — Осока толстоколосая.

Растение 40—60 см выс., густодернистое, формирует плотные дерновины. Стебли трехгранные, крепкие, 1.3—1.7 мм в диам., гладкие, только под соцветием шероховатые, при основании с коричневыми или светло-коричневыми влагалищами. Листья плоские, 2—4 мм шир., вполовину или на треть короче стебля. Общее соцветие 1.5—2.0 см дл., 1.3—1.8 см шир., из 4—8 головчато-скученных колосков. Все колоски гинекандрические, 0.7—1.0 см дл., 0.5—0.7 см шир., густоцветковые, с более или менее прижатыми зрелыми мешочками. Нижний прицветный лист чешуевидный, редко с щетиновидной листовой пластинкой до 1.0 см дл. Колосковые чешуи бурые или буровато-коричневые, короче мешочков на 1/2—1/3 длины носика. Пыльники 2.0—2.2 мм дл. Мешочки вогнуто-выпуклые, 3.8—4.2 мм дл., 1.5—2.0 мм шир., зеленовато-желтоватые, зрелые — буроватые, с тонкими слабыми жилками, по краю от основания более или менее широко окрыленные, в верхней трети шероховатые, плавно переходят в буроватый, впереди до основания расщепленный, снизу на 1/2—2/3 шероховатый, кверху гладкий и по краю белоперепончатый, кососрезанный, едва двузубчатый, реже цельный носик 1.0—1.5 мм дл. Орешек 1.5—1.6 мм дл., 0.9—1.1 мм шир.

Обитает на приморских, приозерных или приречных песчаных и галечных берегах в составе луговых или лугоподобных разреженных группировок. Цв. VI?; пл. IX.

Распространение: Дальний Восток СССР (восточные прибрежные районы Камчатской обл.), северо-запад Северной Америки от севера Калифорнии и Колорадо до п-ова Аляска и Алеутских островов (преимущественно в прибрежных районах). Описан с о. Уналашка (Алеутские острова).

Выявленные местонахождения *C. pachystachya* на территории Камчатской обл. служат еще одним свидетельством существования трансконтинентальных флористических связей между Северной Америкой и Северо-Восточной Азией в области Берингова пролива.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова Т. В. Осоки СССР. Виды подрода *Vignea.* М.; Л.: Наука, 1966. 268 с. — *Комаров В. Л.* Флора п-ова Камчатки. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. 399 с. — *Кречетович В. И.* Род *Carex* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 111—464. — *Abrams L. Cyperaceae.* — In: Illustrated flora of the pacific states. Stanford, 1968, vol. 1, p. 255—344. — *Chater A. O. Carex* L. — In: Flora Europaea. Cambridge, 1980, vol. 5, p. 290—323. — *Hultén E.* Flora of Alaska and Neighbouring territories. Stanford, 1968. 1008 p. — *Kükenthal G. Cyperaceae—Caricoideae.* — In: A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1909, Bd 4, Hf 38. 834 S. — *Mackenzie K. K. Cyperaceae—Cariceae.* — In: North American flora. New York, 1931, vol. 18, pt 1—3, p. 1—168.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 27 I 1986.

УДК 005.576.16 (575.4)

Бот. журн., т. 72, № 4

Д. Курбанов

НОВЫЙ РОД И ВИД СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА

D. KURBANOV. THE NEW GENUS AND SPECIES OF THE *ASTERACEAE* FAMILY IN THE FLORA OF MIDDLE ASIA (FROM THE NORTH-WEST KOPETDAGH)

Сообщается о *Urospermum picroides*, впервые найденном в Средней Азии.

Весной 1986 г. во время работы на юго-западной оконечности северо-западного Копетдага, наряду с другими флористическими находками, мною было собрано весьма интересное растение из сем. *Asteraceae* — *Urospermum picroides* (L.) Scop., которое оказалось новым родом и видом для флоры Средней Азии.

Urospermum picroides (L.) Scop. ex F. W. Schmidt, 1795, Samml. Phys. Aufs. Naturk. : 276; Desf. 1820, Catal. Hort. Paris, ed. 1 : 90; E. Blatter, 1921, Fl. Arab., 2 : 281; P. Quezel et S. Santa, 1963, Nouv. Fl. Alger., 2 : 1060; В. Н. Васильев, 1964, Фл. СССР, 29 : 228; V. Tacholom, 1974, Stud. Fl. Egypt., ed. 2 : 590: P. H. Davis, 1975, Fl. Turkey, 5 : 685; P. D. Sell, 1976, Fl. Europ., 4 : 308; H. W. Lack, 1977, Fl. Iranica, 122 : 137; N. Feinbrun-Dothan, 1978, Fl. Palaest., 3 : 416; G. Pottier-Alapetite, 1981, Fl. Tunisie, 2 : 1092. — *Tragopogon picroides* L. 1753, Sp. Pl. : 790. — *Arnopogon picroides* (L.) Willd. 1803, Sp. Pl. : 3 : 1496. — Хвостосемянник горчаковидный.

Ареал хвостосемянника горчаковидного простирается от Азорских и Канарских островов через страны и острова Средиземноморья (Португалия, Испания, Балеарские острова, Франция, Италия, о. Корсика, о. Сардиния, о. Сицилия, Югославия, Албания, о. Крит, Марокко, Алжир, Тунис, Ливия, Египет), а на востоке охватывает Турцию, Палестину, Сирию, Аравийский п-ов, Иран, Пакистан.

В пределах СССР он встречается в кустарниковых зарослях Восточного Закавказья, а теперь найден в северо-западном Копетдаге (здесь находится северо-восточная граница его ареала).

В северо-западном Копетдаге *U. picroides* (L.) Scop. обитает среди зарослей дикорастущего граната (*Punica granatum* L.) и приурочен к каменисто-щебнистым склонам, известняковым скалам, а также к выходам пестроцветных глин.

Местонахождение: северо-западный Копетдаг, уроч. Кызыл-Йылгын, в 1 км к северо-западу от въезда через р. Сумбар, среди зарослей дикорастущего граната. 23 IV 1986, Д. Курбанов (LE).

За помощь при определении вида весьма признателен О. В. Черневой (БИН АН СССР).

Центральный Ботанический сад АН ТуркмССР,
Ашхабад.

Получено 28 V 1986.

УДК 581.527.7 (470.344)

Бот. журн., т. 72, № 4

В. Г. Папченков, А. В. Димитриев

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ РАСТЕНИЯХ ВО ФЛОРЕ ЧУВАШИИ

V. G. PAPCHENKOV, A. V. DIMITRIEV. ON SOME NEW AND RARE PLANTS IN CHUVASH FLORA

Приводятся местонахождения ряда редких и новых видов высших растений для флоры Чувашской АССР.

Во время флористических исследований на территории Чувашии найден ряд новых видов высших растений, которые ранее не приводились в сводках по флоре республики (Плетнева-Соколова и др., 1962, 1967; Куданова, 1965) и не отмечались для Чувашии в другой региональной флористической литературе (Димитриев, Ильминских, 1979; Ильминских, Димитриев, 1981; Ильминских и др., 1981; Димитриев, 1984; Папченков, 1985). Были также обнаружены новые местонахождения редких в республике видов.

Названия приводимых ниже растений даны по С. К. Черепанову (1981).

Новые виды флоры Чувашии

Potentilla bifurca L. — Как заносное растение известно из Татарской АССР и Ульяновской обл. (Смирнов, 1979; Шустов, 1984). В пределах Чувашии вид был впервые найден 17 VII 1981 на северном откосе ж.-д. насыпи у ст. Вурнары, где занимал площадь около 10 м^2. Здесь он отмечался в 1983 и 1984 гг. В 1984 г. было сделано еще 3 находки вида: 28 V 1984 — на восточной окраине г. Канаша, 30 VIII 1984 — между остановочными платформами (ОП) Чешлама и Тансарино и 13 IX 1984 — между разъездом 632 км и ОП Апнерка. Во всех случаях растение встречалось на откосах северной экспозиции ж.-д. насыпей, где занимало соответственно площади в 4, 1.2 и 8 м^2.

P. reptans L. — Ранее в Волжско-Камском крае был известен только из Удмуртской АССР (Бузанов, 1974). В Чувашии обнаружен в 1981 г. на северном откосе ж.-д. насыпи между ст. Вурнары и разъездом 632 км, где занимал площадь около 8 м^2. Здесь же он был отмечен и в 1984 г. Растения обильно цвели и плодоносили, занятая ими площадь за 3 года увеличилась до 8.5 м^2.

P. supina L. — Неоднократно отмечался в Среднем Поволжье (Смирнов, 1979; Ильминских, Димитриев, 1981; Шустов, 1984), но в Чувашской АССР не был известен. Начиная с 1980 г. около 20 экземпляров этого растения постоянно встречались между запасными путями, а с 1984 г. — и около здания вокзала ж.-д. ст. Тюрлема. В 1983 и 1984 гг. вид был найден на откосе ж.-д. полотна между ст. Вурнары и разъездом 632 км, в 1984 и 1985 гг. — между ж.-д. путями ст. Ишлеи. Помимо находок на территории Чувашской АССР, нами лапчатка лежачая была встречена в пределах Марийской АССР (19 VII 1981, между ж.-д. путями ст. Волжск) и в Татарской АССР (26 VII 1981, между ж.-д. путями в речном порту г. Казани).

Peplis alternifolia Bieb. — Как редкий вид был известен в соседних с Чувашией Горьковской и Ульяновской областях (Маевский, 1964; Раков, 1984а). Нами найден на территории Чувашской АССР 22 IX 1978 на отмели р. Люли (Алатырский р-н).

Plantago maritima L. — Одно мощноразвитое растение (73 цветоноса и 19 вегетативных побегов) было обнаружено 10 VIII 1984 между ж.-д. путями ст. Ишлеи. По наличию у собранных экземпляров почти голых лопастей венчика и листьев с рассеянными по краю шипиками наши экземпляры приближаются к подвиду subsp. *neumannii* (Opiz) Tzvel. (*P. neumannii* Opiz), известному в СССР лишь с Карпат (Цвелев, 1981), но все же принадлежат к subsp. *ciliata* Printa (=*P. salsa* Pall.). Ближайшее местонахождение *P. maritima* в широком понимании известно из левобережной части Ульяновской обл. (Раков, 1984б).

Galinsoga parviflora Cav. — Адвентивное, быстро распространяющееся растение. В Чувашии впервые было найдено 30 VIII 1984 на хорошо изученном участке железной дороги между ОП Тансарино и ОП Чешлама. В октябре 1985 г. несколько экземпляров вида визуально отмечено между ж.-д. путями ст. Чебоксары-II.

Juncus nastanthus V. Krecz. et Gontsch. — Известен из Татарской АССР (Туганаев, 1979). Для Чувашии приводится впервые. Собран 20 VI 1984 на отмели р. Урюм в Канашском р-не и 24 VI 1984 на сырой песчаной дороге в Комсомольском р-не Чувашской АССР.

Carex juncella (Fries) Th. Fries. — В Среднем Поволжье известен как редкий вид из Ульяновской обл. (Егорова, 1976; Благовещенский, Пчелкин, 1984). В Чувашской АССР, для которой приводится впервые, собран 24 VI 1984 на небольшом заболоченном лугу в пойме р. Кубни у д. Комаровки Комсомольского р-на.

Aegilops cylindrica Host. — Два экземпляра этого растения, находящихся в стадии плодоношения, были обнаружены 12 IX 1981 на проспекте 9-й Пятилетки г. Чебоксары. Это первая находка вида в Чувашии и вторая в Волжско-Камском крае: в 1978 г. он был найден в Татарской АССР на ж.-д. насыпи (Ильминских и др., 1981).

Считаем необходимым также отметить находки еще четырех видов, которые распространены в Среднем Поволжье, но непосредственно для Чувашии не указаны. Это *Callitriche cophocarpa* Sendtner (у берега пруда на р. Рабаш, Канашский р-н, 21 VI 1984), *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (небольшой заболоченный луг в пойме р. Кубни у д. Комаровки, Комсомольский р-н, 24 VI 1984, несколько цветущих экземпляров), *Juncus ranarius* Song. et Perrier ex Billot (обычен по обсыхающим отмелям р. Люли, Алатырский р-н, 22 IX 1978) и *Potamogeton berchtoldii* Fieb. (на реках М. Цивиль, Урюм, Ута, Канашский р-н, Кубня, Комсомольский р-н, 19—23 VI 1984).

Новые находки редких видов

Euphorbia helioscopia L. — З. М. Куданова (1965) указывала лишь для г. Чебоксары. Нами несколько цветущих и вегетирующих экземпляров вида найдено 19 VI 1984 на яровом поле в 1.5 км от с. Шихазаны Канашского р-на.

Scutellaria dubia Taliev et Širj. — В большом количестве обнаружен 20 IX 1978 на берегу оз. Балахна в Порецком р-не Чувашской АССР. В сводке Кудановой (1965) не приведен, но указан для Чувашии во «Флоре» П. Ф. Маевского (1964). Как изредка встречающийся отмечен для Ульяновской обл. (Раков, 1984в) и Татарской АССР (Папченков, 1985).

Scirpus radicans Schkuhr. — Ранее был известен в Чувашии только из Заволжья (Куданова, 1965). Небольшая куртинка хорошо развитых плодоносящих побегов вида встречена нами 23 VI 1984 среди зарослей *S. sylvaticus* L. по берегу старой мелиоративной канавы в пойме р. Кубни в Комсомольском р-не республики.

Гербарные образцы *Potentilla bifurca*, *P. reptans*, *P. supina*, *Plantago maritima*, *Galinsoga parviflora* переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), образцы *Aegilops cylindrica* находятся на кафедре ботаники Удмуртского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А. Сем. *Cyperaceae* — Осоковые. — В кн.: Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984, с. 310—322. — *Бузанов В. А.* Лапчатка ползучая — новый вид удмуртской флоры. — В кн.: Край Удмуртский. Ижевск: Удмуртия, 1974, вып. 4, с. 100—101. — *Димитриев А. В.* Некоторые натурализировавшиеся заносные растения во флоре г. Чебоксары. — В кн.: Проблемы рекреационных насаждений. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1984, с. 63—65. — *Димитриев А. В., Ильминских Н. Г.* Новые заносные растения во флоре Чувашии. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 1007—1008. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 83—219. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В.* Некоторые новые флористические находки в Марийской АССР. — В кн.: Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. ун-та, 1981, с. 121—122. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1221—1224. — *Куданова З. М.* Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1965. 345 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1696—1697. — *Плетнева-Соколова А. Д., Львова А. Н., Дмитриева К. С.* Русско-чувашский словарь названий растений, произрастающих на территории Чувашии. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1962; 1967 (2-е изд.). 28 с. — *Раков Н. С.* Сем. *Lythraceae* — Дербенниковые. — В кн.: Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984а, с. 162—164. — *Раков Н. С.* Сем. *Plantaginaceae* — Подорожниковые. — Там же, 1984б, с. 224—226. — *Раков Н. С.* Сем. *Lamiaceae* (*Labiatae*) — Губоцветные. — Там же, 1984в, с. 226—242. — *Смирнов А. Г.* Сем. *Rosaceae* — Розоцветные. — В кн.: Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979, с. 184—201. — *Туганаев В. В.* Сем. *Juncaceae* — Ситниковые. — Там же, 1979, с. 98—101. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Plantaginaceae* Juss. — Подорожниковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 342—356. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шустов В. С.* Сем. *Rosaceae* — Розоцветные. — В кн.: Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984, с. 125—142.

Волжско-Камское отделение
ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства,
Казань.

Получено 3 VI 1986.

УДК 582.938 (575)

Бот. журн., т. 72, № 4

Р. В. Камелин, Н. И. Забелина

PERIPLOCA GRAECA (*ASCLEPIADACEAE*) — НОВЫЙ РОД И ВИД ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ

R. V. KAMELIN, N. I. ZABELINA. *PERIPLOCA GRAECA* (*ASCLEPIADACEAE*) — THE NEW GENUS AND SPECIES IN THE FLORA OF MIDDLE ASIA

Впервые в Средней Азии на территории Юго-Западного Копетдага найден *Periploca graeca*. Это еще одно свидетельство проникновения элементов гирканского леса в лесные участки Копетдага.

В Юго-Западном Копетдаге до сих пор нередки находки древнесредиземноморских видов на границе их распространения на восток. Именно здесь встречаются до 20 родов цветковых растений, неизвестных из остальных районов Копетдага и гор Средней Азии, но иногда попадающихся в Западных Гималаях (Камелин, 1970). Теперь их перечень пополнен представителем еще одного рода — *Periploca* L.

Широко распространенный восточно-средиземноморский вид этого рода — *P. graeca* L. — был найден в Юго-Западном Копетдаге, на территории Сюнт-Хасардагского государственного заповедника (ТССР, Каракалинский р-н, в 13 км от пос. Геркез, ущелье Ювандере, 1 VII 1980, Н. Забелина). Небольшая заросль *P. graeca* росла на скальных участках по берегу постоянного водотока под пологом кустарников. По трещинам скал, на которых рос этот вид, местами сочилась вода. Местообитание вида мало нарушено человеческой деятельностью, все растения были в хорошем состоянии и плодоносили. Гербарный образец ныне хранится в Среднеазиатском секторе Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). До этого в Средней Азии *P. graeca* был известен только в культуре (Победимова, 1952; Никитин, 1954).

Согласно монографу рода К. Browicz (1966), ареал вида простирается от Италии (где вид редок) и Долматинского побережья Югославии до западного и южного побережья Каспия. Наиболее северные местонахождения вида — в Молдавии и бассейне Кубани (вид отсутствует в Крыму). Старый гербарный образец из сборов агронома Бауманна, собравшего *P. graeca* в районе устья р. Молочной в Приазовье, хранящийся в Ленинграде, более новыми сборами не подтвержден. Вид особенно широко распространен в субсредиземноморских районах Балкан, Кавказа и Закавказья (Гроссгейм, 1967). В средиземноморских районах Балкан (прежде всего в Греции) и Малой Азии вид этот либо редок, либо отсутствует. Наиболее южные местонахождения вида находятся в Ливане и северной части Израиля. Довольно обильны сборы в Иракском и Иранском Курдистане (Rechinger, 1970). Однако особенно характерным для *P. graeca* является то, что он постоянно встречается на участках реликтовых мезофильных флор, где хотя бы единично представлены колхидские и гирканские мезофильно-лесные реликты (Странджа, Колхида, Лазистан, Мегри, Южный Карабах, юго-восточная часть Большого Кавказа, Талыш, Гиркания). Именно в Гиркании, в Гиляне и находится наиболее восточный пункт распространения *P. graeca* из известных до сих пор. Местонахождение *P. graeca* в Копетдаге расположено еще на 150 км восточнее. Викарный вид — *P. sepium* Bunge, по ареалу — континентально-восточноазиатский (северо-центрально-китайский), на севере достигает бассейна р. Сунгари. Ничего близкого в пригималайских странах и Западных Гималаях нет. Таким образом, *P. graeca* — это не древнесредиземноморский ксерофилизованный вид, а скорее, древний мезофильно-лесной («третично-лесной», но не тургайский, а более ранний) элемент флоры восточного Средиземья.

В Юго-Западном Копетдаге и ранее были известны подобные виды (*Euonymus velutina* Fisch. et Mey., *Astragalus galegiformis* L., *Chaerophyllum macrospermum* (Willd.) Fisch. et Mey., *Swida meyeri* (Pojark.) Pojark., *Atropa komarovii* Blin. et Shalyt). Нахождение в Юго-Западном Копетдаге древнего мезофильно-лесного вида *Periploca graeca* еще раз свидетельствует о том, что в периоды высокого стояния Каспия полоса гирканского леса протягивалась далее на восток и захватывала некоторые участки Западного Копетдага как в пределах Ирана, так и СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Род *Periploca* L. — В кн.: Флора Кавказа. 2-е изд. Т. 7. Л.: Наука, 1967, с. 220—221. — *Камелин Р. В.* Ботанико-географические особенности флоры советского Копетдага. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 10, с. 1451—1473. — *Никитин В. В.* Сем. *Asclepiadaceae*. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 6. Ашхабад, 1954, с. 49. — *Победимова Е. Г.* Род *Periploca* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 665—666. — *Browicz K.* The genus *Periploca* L. — A monograph. Arboretum Kornickie. 1966, t. 11, p. 5—104. — *Rechinger K. H.* The genus *Periploca* L. — In: Flora Iranica. N 73. Graz, 1970, p. 2.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1986.

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 4

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.526.533

Н. И. Андреяшкина

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА, ОПАДА И СКОРОСТИ РАЗЛОЖЕНИЯ В СООБЩЕСТВАХ ГИПОАРКТИЧЕСКИХ КУСТАРНИКОВ И КУСТАРНИЧКОВ

N. I. ANDREYASHKINA. ON THE METHOD OF DETERMINATION OF ANNUAL INCREMENT, LEAF FALL AND RATE OF DECOMPOSITION IN THE COMMUNITIES OF HYPOARCTIC SHRUBS AND UNDERSHRUBS

Дан критический анализ методик и результатов определения годичного прироста, опада и скорости разложения в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков.

Методические разработки по изучению первичной продуктивности тундровых сообществ апробированы на стационаре «Харп» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Стационар находится близ северной окраины зоны лесотундры Зауралья (в 13 км к северо-западу от г. Лабытнанги). В формировании тундровых сообществ принимают участие мхи, лишайники и цветковые растения. Среди цветковых доминируют гипоарктические кустарники (*Betula nana*, *Salix* spp.) и кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum decumbens*, *Andromeda polifolia* и др.). Их вклад в продуцирование органического вещества во многих районах Крайнего Севера довольно велик (Андреяшкина, 1980).

Для характеристики хода первичного продукционного процесса необходимо знать запас фитомассы, годичный прирост, опад и скорость разложения растительного материала. Оценка общего запаса фитомассы обычно осуществляется на основе укосов и почвенных монолитов. В моховых типах тундр разделение фитомассы на надземную и подземную проводится по границе зеленой и бурой частей мхов (Александрова, 1958), а не по морфологическим критериям, что приводит к некоторой переоценке доли подземной массы цветковых растений.

В лишайниковых ассоциациях, где между надземными побегами кустарников и кустарничков размещаются лишайники, в незначительном количестве мхи и отмершие части цветковых (подстилка), надземная фитомасса срезается на уровне поверхности почвы.

В основе любого прямого учета продуктивности лежат статистические принципы. Обычно считается достаточным определение запаса фитомассы со статистической ошибкой 15—20 %. В зависимости от характера растительного покрова и особенностей рельефа учетные площадки размещают в систематическом порядке или случайным образом. Точность полученных результатов тем выше, чем больше число площадок и общая обследованная площадь. При учете продуктивности отдельных видов растений с приблизительно одинаковой статистической ошибкой размер и число учетных площадок, естественно, будут разными (Андреяшкина, 1971). Размер площадок зависит от размера надземных частей растений, их число — от характера распределения особей на участке. Общий запас фитомассы сообщества и его компонентов можно определять на учетных площадках одного размера (Андреяшкина, 1981). В этом случае анализу поддаются только результаты по видам доминантной группы. В обоих случаях необходим пересчет на условную учетную площадку (например, на 1 м^2).

В связи с тем что до сих пор отсутствует методика учета прироста подземных органов растений, рассмотрим некоторые методические разработки по изучению прироста и опада надземных частей цветковых растений и скорости разложения в надземной и подземной сферах сообщества. Цифровой материал, послуживший основой для приводимого ниже теоретического анализа, опубликован нами ранее (ссылки даны в соответствующих местах текста).

Учет годичного прироста

Оценка годичного прироста у травянистых растений не вызывает затруднений. Значительно сложнее установить этот показатель у гипоарктических кустарников и кустарничков. Один из возможных способов — определение годичного прироста по разности запасов фитомассы, выявленных на идентичных учетных площадках в начале и конце вегетационного сезона. Но так как растения в тундровых сообществах обычно размещены неравномерно, необходим учет фитомассы с большой площади, что требует огромной затраты сил. Так, на стационаре «Харп» в пятнистой кустарничковой тундре объем каждой выборки, при котором разница между запасами фитомассы может быть оценена достаточно надежно (критерий достоверности $t=2$ при пороге вероятности 0.95), следующий: для карликовой березки — 20, голубики и багульника — 12 площадок размером 100×100 см, для брусники — 28 и водяники — 17 площадок размером 25×100 см. Из-за случайных отклонений можно получить также результаты с отрицательным знаком. Применять этот метод в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков нецелесообразно.

Более удобен способ раздельного учета прироста листьев и стеблей, при котором определяются масса листьев и стеблей текущего года и средний годичный прирост стеблей прошлых лет. В этом случае нельзя получить «отрицательных» приростов, т. е. здесь оперируем с величинами, варьирующими значительно меньше, чем разности между запасами фитомассы в начале и конце вегетационного сезона.

Средний годичный прирост стеблей прошлых лет правильнее вычислять, исходя из весовой и возрастной структур побегов на изучаемой трансекте или единице площади (Родин и др., 1968). К настоящему времени получены только приблизительные данные по модельным побегам путем деления массы сухих одревесневших частей каждого экземпляра на число годичных колец близ основания стволика. Прирост стеблей прошлых лет принимается равным 2—6 % от их массы (Лавренко и др., 1955; Андреев, 1966; Поспелова, 1972). Эти величины, как правило, не учитываются в общем годичном приросте. Биомасса однолетних частей в сообществе условно принимается равной годичной продукции (Bliss, 1962; Родин, Базилевич, 1965).

Чтобы учесть массу побегов текущего года, фитомассу расчленяют на структурные элементы текущего года (листья, стебли) и прошлых лет (зеленые, бурые листья и стебли, у которых выделяют живую и отмершую части). Величины площадей, с которых необходимо снимать надземную массу особей вида в конце вегетационного сезона с ошибкой до 15 %, довольно велики: 11—14 площадок размером 100×100 см для карликовой березки, голубики, багульника, 25×100 см для брусники и водяники (Андреяшкина, 1971). Разделение фитомассы на составляющие ее части со всей площади потребует большой затраты времени, к тому же побеги текущего года возможно отделить от побегов прошлых лет только при работе со свежим материалом, а время в поле ограничено.

Между тем известно, что соотношения любых показателей варьируют меньше, чем их абсолютные значения. Это обстоятельство и положено в основу излагаемой методики: надземную фитомассу особей вида снимают с достаточно большого числа учетных площадок, а на небольшом объеме растительного материала вычисляют весовые соотношения структурных элементов. Достаточно было 5—8 площадок в пятнистой кустарничковой тундре (размером 100×100 см для березки, голубики, багульника и 25×100 см для брусники, водяники), чтобы статистическая ошибка средней арифметической не превысила 10 %. Поэтому за единицу наблюдения на стационаре «Харп» нами была принята учетная площадка. Структуру фитомассы можно также выявить по нескольким случайно взятым десяткам побегов (единица наблюдения — 10 побегов). Но при этом будут сильно варьировать показатели по тем структурным частям (в том числе и однолетним), величина которых в общей фитомассе мала.

Наиболее простой способ выражения структуры фитомассы — когда за 100 % принимают всю надземную фитомассу. Однако если исследования проводятся в разное время года, отсутствие или наличие побегов текущего года приводит к изменению весового соотношения всех частей растений (в том числе и тех, масса которых за лето не изменилась). Приняв за 100 % многолетнюю часть растений (массу побегов прошлых лет), а массу побегов текущего года выразив как надбавку к 100 %, можно в значительной степени избежать этих кажущихся изменений структуры. В нашей работе за 100 % принята масса побегов прошлых лет.

Общий запас фитомассы и, следовательно, масса ее структурных частей, варьируют во времени и особенно сильно в пространстве. Чтобы уловить изменения во времени, можно проделать следующее (Андреяшкина, 1977).

1. В каждый срок исследования у определенного вида найти весовые соотношения структурных частей. Со всех учетных площадок снять надземную фитомассу и, используя найденные соотношения, рассчитать массу побегов прошлых лет.
2. Вычислить средневзвешенную массу побегов прошлых лет по выборкам, взятым в разные годы.
3. Путем перемножения средневзвешенной арифметической на процент того или иного структурного элемента найти массу структурных частей растений в каждый срок исследования.

Вычисление средневзвешенной массы побегов прошлых лет по наблюдениям разных вегетационных сезонов, позволившее значительно снизить статистическую ошибку (так как число площадок резко возрастает), допустимо по следующим соображениям: 1) прирост стеблей прошлых лет мал, укладывается в величину статистической ошибки определения их массы; 2) кроме прироста, происходит опад, что стабилизирует величину фитомассы; 3) дисперсионный анализ показал, что сила влияния условий отдельных лет на массу побегов прошлых лет у гипоарктических кустарников и кустарничков мала; основная часть общего влияния, очевидно, обусловлена факторами, связанными с пространственным размещением особей растений; 4) выборки принадлежали одной и той же генеральной совокупности.

Определение массы побегов текущего года путем расчленения фитомассы на составляющие ее части дает высокую достоверность средних значений (критерий $t \geqslant 5$ при пороге вероятности 0.95). Используя изложенную методику расчета массы структурных частей растений, можно выявить разногодичную изменчивость прироста, что необходимо для изучения регуляции продукционного процесса в сообществах (Андреяшкина, Андреяшкин, 1981), и одновременно определить величину опада листьев у вечнозеленых кустарничков (Андреяшкина, 1974а).

Учет опада листьев

У гипоарктических кустарников и кустарничков около 90 % биомассы побегов текущего года приходится на долю листьев, поэтому их ежегодный опад также в основном представлен листьями. Массу листового опада у летнезеленых кустарников и кустарничков учесть сравнительно легко, так как все листья отмирают в конце вегетационного периода, и, следовательно, годичный опад равен годичной продукции листьев.

У вечнозеленых кустарничков, меняющих в течение года лишь часть своей листвы, опад можно определить несколькими способами (Андреяшкина, 1974а): 1) путем учета и сопоставления структурных элементов биомассы листьев на идентичных площадках в течение нескольких лет; 2) путем учета и сопоставления числа имеющихся листьев на замаркированных частях побегов в течение нескольких лет; 3) по соотношению между числом живых листьев и числом листовых рубцов в разных зонах годичного прироста побегов.

Используя 1-й способ, допускаем: первый год работы (в августе) биомасса листьев прошлых лет равна A г на 1 м^2, текущего года — B г. На следующий год (в августе), если бы не было опада, биомасса всех листьев (уже прошлых лет) составила бы ($A+B$) г. Но ее величина никогда не достигает ($A+B$) из-за наличия опада, который можно вычислить как разность ($A+B$)—C, где ($A+B$)— биомасса всех листьев (текущего года и прошлых лет), определенная в предыдущий период; C — биомасса листьев прошлых лет, определенная в текущий год.

Наличие сравнительно постоянной биомассы листьев прошлых лет в августе у вечнозеленых растений позволило сделать вывод, что ежегодно в среднем опадает столько же листьев, сколько вырастает новых. Это утверждение экспериментально проверено 2-м способом. На предварительно замаркированных частях побегов осенью производили подсчет всех листьев; через год на этих же частях побегов подсчитывали имеющиеся листья, за исключением новых, сформировавшихся после маркировки. Частота (индекс) опада определяется по отношению числа опавших за год (от августа предыдущего года до августа последующего года) к исходному числу листьев. Путем перемножения биомассы листьев на среднюю частоту опада можно рассчитать массу опавших листьев.

При определении опада листьев 3-м способом надземные побеги растений расчленяются на зоны годичного прироста. В каждой зоне учитываются листья и рубцы на месте прикрепления опавших листьев. Путем деления числа опавших в течение года листьев (числа рубцов) на первоначальное число листьев определяется индекс годичного опада (например, 0.1 или 10 %). Этот индекс означает, какая доля листьев опадает в течение года. Сопоставление средних значений индекса опада листьев для последовательных зон годичного прироста побегов показывает, как распределяются листья по продолжительности жизни. Построив матрицу, элементами которой будут произведения средней частоты в распределении листьев по продолжительности жизни за соответствующие годы на средний годичный прирост, можно рассчитать, какая часть листьев опадает в течение текущего года.

Применение первых двух способов сопряжено с необходимостью повторного, по меньшей мере двукратного (с интервалом в один год), а желательно многократного посещения пробного участка, тогда как третий дает возможность получить представление о массе опавших листьев в течение ряда лет при однократном посещении пробного участка. Результаты, полученные 2-м и 3-м способами, характеризуют опад числом листьев, однако эти данные легко пересчитать на растительную массу, зная биомассу на единицу площади и среднюю частоту опада листьев. Результаты определения опада листьев тремя различными способами оказались чрезвычайно близкими, что свидетельствует о достаточно высокой точности каждого из них (Андреяшкина, 1974а).

Анализ данных, полученных на стационаре «Харп», показал, что величины годичного прироста и годичного опада листьев у вечнозеленых растений коррелировали между собой в периоды исследований 1967—1970 и 1974—1977 гг. (Горчаковский, Андреяшкина, 1975; Андреяшкина, 1981). Поэтому может применяться и 4-й способ: нахождение среднего годичного опада по средней годичной продукции листьев.

Определение скорости разложения растительного материала

В случае, если бо́льшая часть опада не выносится за пределы площади сообщества, среднюю годовую скорость разложения k можно рассчитать по формуле $k=L/(L+A)$ (Jenny et al., 1949), где L — масса листьев, опавших в течение одного года, A — масса листьев в подстилке. Определение величины корреляции между массой зеленых и бурых (выбранных из мохового покрова) листьев гипоарктических кустарников и кустарничков показало наличие тесной положительной связи (Андреяшкина, 1974б), т. е. это соотношение приемлемо и для исследуемых сообществ. Многие исследователи в нашей стране и за рубежом определяют величину скорости разложения опытным путем на основании изменения массы образца за некоторый промежуток времени. Образцы в состоянии естественной влажности помещаются в сетчатые мелкоячеистые мешочки (нейлоновые, капроновые, стеклянные). При этом берется такая навеска, чтобы материал в мешочке располагался рыхло. Потеря массы оценивается по изменению массы сухого образца. Повторность опыта варьирует в зависимости от характера самого образца и среды, в которую помещены образцы.

В ряде сообществ стационара «Харп» (Андреяшкина, 1974б; Андреяшкина, Игошева, 1983) мешочки были помещены на поверхность мохового покрова (или почвы), в бурую часть мхов и почвенные горизонты.

Опыт с надземными образцами не вызывает затруднений. Обычно через два года мох прорастает сквозь мешочки, но их содержимое хорошо различается.

Значительно сложнее провести опыт с подземными органами цветковых растений (стебли, корневища, корни). Прежде всего их надо выделить из почвенных горизонтов и сразу же промыть струей воды. Сырые образцы, завернутые в бумагу, необходимо выдержать в течение недели в полуоткрытом полиэтиленовом мешке. Проросшие на корневищах почки следует удалить (их обычно немного, в основном у осок и злаков). Корни и корневища с поверхности буреют, но на срезе остаются светлыми. При влажности 50—60 % навески образцов закладываются в мешочки, которые помещают в почвенные монолиты, причем в те же самые горизонты, из которых выбирались. В одном горизонте монолита 25×25 см должно быть не более трех мешочков, так как при большем числе могут нарушаться физико-химические свойства почвы.

Ошибка опыта в том, что в мешочки закладываются богатые питательными веществами, живые подземные органы, тогда как в природе разлагаются отмершие. Однако в настоящее время нельзя установить начало отмирания и можно отметить только следующее. Заложенные в почву подземные органы травянистых растений — корни кустарников и кустарничков диаметром меньше 1 мм буреют на срезе примерно через месяц, поэтому потерю массы этих образцов можно отсчитывать с момента их заложения. Потеря массы у них значительна к весне следующего года.

Одревесневшие подземные органы, заложенные в почву в августе текущего года, буреют на срезе только к весне следующего. За этот период потеря массы образцов в нашем опыте практически была равна нулю. Отсчет потери массы этих образцов, по-видимому, надо начинать с весны, как только оттает почва.

Ежегодно в конце вегетационного периода все мешочки следует просмотреть в поле. Проросшие в мешочек белые корешки, легко отличимые от опытных бурых, нужно удалить. Делается это быстро, чтобы содержимое мешочков не подсохло. Снятые с опыта образцы отмывают от почвенных частиц и высушивают до сухого состояния.

Необходимо отметить, что данная работа проводилась в годы, когда в теплый период выпадало относительно мало осадков. Есть основания считать, что в дождливые вегетационные периоды, когда почва сильно размокает и плывет, проведение этой работы будет сильно затруднено.

Следует помнить, что скорость разложения растительного материала зависит от его характера (листья кустарничков, кустарников и трав разной консистенции, одревесневшие части растений) и комплекса факторов среды (влажность, температура, микрорельеф, свойства почвы). Потеря массы в первый год самая большая, поэтому для определения средней годовой скорости разложения необходимы многолетние наблюдения. По надземным частям растений желательно получить данные, используя оба способа.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растений в арктической тундре. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 2, с. 1748—1761. — *Андреев В. Н.* Особенности зонального распределения надземной фитомассы на Восточноевропейском Севере. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 10, с. 1401—1411. — *Андреяшкина Н. И.* К методике определения надземной массы кустарников и кустарничков лесотундры. — Экология, 1971, № 2, с. 82—84. — *Андреяшкина Н. И.* Опад листьев у *Vaccinium vitis-idaea* и *Ledum palustre* var. *decumbens* в условиях лесотундры Зауралья. — В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974а, вып. 88, с. 124—128. — *Андреяшкина Н. И.* Разложение и накопление растительных остатков в лесотундре Зауралья. — В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974б, вып. 88, с. 129—134. — *Андреяшкина Н. И.* Сравнительная оценка методов определения прироста гипоарктических кустарников и кустарничков. — В кн.: Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. Свердловск:

УНЦ АН СССР, 1977, с. 28—32. — *Андреяшкина Н. И.* Продуктивность растительности приуральского сектора Субарктики и других районов Крайнего Севера. — В кн.: Продуктивность и рациональное исследование растительности Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 74—89. — *Андреяшкина Н. И.* Запас и прирост надземной фитомассы тундровых сообществ Зауралья. — В кн.: Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 3—11. — *Андреяшкина Н. И.*, *Андреяшкин Ю. Г.* Разногодичная изменчивость продукции надземной биомассы тундровых сообществ Зауралья. — В кн.: Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 12—19. — *Андреяшкина Н. И.*, *Игошева Н. И.* О скорости разложения растительного материала в лесотундре Зауралья. — В кн.: Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 131—139. — *Андреяшкина Н. И.*, *Минеева О. Н.* О приросте и опаде кустарников и кустарничков (на примере гипоарктических и арктоальпийских видов). — Экология, 1981, № 2, с. 80—83. — *Горчаковский П. Л.*, *Андреяшкина Н. И.* Изучение первичной продуктивности сообществ лесотундры на стационаре «Харп». — В кн.: Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по международной биологической программе). Л.: Наука, 1975, вып. 1, с. 25—33. — *Лавренко Е. М.*, *Андреев В. Н.*, *Леонтьев В. Л.* Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 3, с. 415—419. — *Поспелова Е. Б.* О годичном приросте надземной фитомассы некоторых тундровых кустарничков. — Вест. МГУ. Сер. 6. Биология, почвовед., 1972, № 3, с. 50—55. — *Родин Л. Е.*, *Базилевич Н. И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 253 с. — *Родин Л. Е.*, *Ремезов Н. П.*, *Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 143 с. — *Bliss L. C.* Net primary production of tundra ecosystems. — In: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart: Fischer, 1962, S. 35—46. — *Jenny H.*, *Gessel S. P.*, *Bingham F. T.* Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. — Soil Science, 1949, vol. 69, N 6, p. 419—432.

Институт экологии
растений и животных УНЦ АН СССР,
Свердловск.

Получено 14 II 1985.

УДК 581.45 : 581.132 : 633.11

Бот. журн., т. 72, № 4

О. В. Березина, Ю. Ю. Корчагин

К МЕТОДИКЕ ОЦЕНКИ МЕЗОСТРУКТУРЫ ЛИСТА ВИДОВ РОДА *TRITICUM* (*POACEAE*) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ СТРОЕНИЯ ЕГО ХЛОРОФИЛЛОНОСНЫХ КЛЕТОК

O. V. BEREZINA, YU. YU. KORCHAGIN. ON THE METHOD OF LEAF MESOSTRUCTURE VALUATION IN SPECIES OF THE GENUS *TRITICUM* (*POACEAE*) IN CONNECTION WITH THE STRUCTURAL FEATURES OF ITS CHLOROPHYLL BEARING CELLS

Рассматриваются некоторые особенности анатомической организации листа двух видов пшеницы (*Triticum aestivum*, *T. durum*), при этом особое внимание уделяется не общему расположению тканей, которое хорошо известно, а морфологии мезофилльных клеток. Предлагается способ измерения и расчета параметров мезоструктуры листа, при котором основной структурно-функциональной единицей является не истинная клетка, а клеточная ячейка. Обсуждаются возможные эволюционные причины сложной организации мезофилла пшеницы.

Общее расположение тканей в листе пшеницы хорошо известно и подробно рассматривается в ряде работ (Рожевиц, 1937; Metcalfe, 1960 и др.), поэтому довольно неожиданным оказалось то, что разветвленная форма отдельных клеток мезофилла была описана сравнительно недавно (Tuan, 1962; Chonan, 1965; Sasahara, 1982; Parker, Ford, 1982). Выяснилось также, что мезофилл многих культурных злаков образован более или менее разветвленными клетками (Kaufman, 1959; Chonan, 1970). В отечественной литературе данный вопрос практически не освещен до настоящего времени.

В последние годы анатомической организации листа уделяется все большее внимание при изучении фотосинтеза, поскольку стало ясно, что регуляция этого процесса очень часто осуществляется именно на уровне клеток и тканей. Клеточно-тканевый уровень организации листа в настоящее время принято называть мезоструктурой фотосинтетического аппарата (Мокроносов, 1978, 1981, 1983).

Одним из перспективных направлений исследований является изучение мезоструктуры и функциональной активности ассимиляционного аппарата различных сельскохозяйственных растений в связи с их продуктивностью. Такая работа успешно проводится на картофеле, шпинате, хлопчатнике и других культурах. Тем не менее до сих пор, как верно отметил А. Т. Мокроносов (1981), в литературе гораздо легче найти электронно-микроскопические снимки хлоропластов любого растения, чем данные об их размерах и числе в клетке. Сведения о мезоструктуре листа злаков, в частности пшеницы, встречаются еще реже, и они крайне противоречивы.

Если мы попытаемся на основании приводимых в литературе данных охарактеризовать насыщенность хлоропластами клетки листа пшеницы, то окажемся в весьма затруднительном положении: одни авторы сообщают, что такая клетка содержит в среднем 10 хлоропластов, причем их число мало варьирует (Чакалова и др., 1980), другие называют числа 15—20 (Hraška, 1977). C. Dean и R. Leech (1982), изучая первичный лист *T. aestivum*, обнаружили, что число хлоропластов на одну клетку мезофилла по мере роста листа увеличивается от 69 до 135.

Не менее противоречивы имеющиеся в литературе сведения о других параметрах хлорофиллоносных клеток, а также о количестве ассимилирующих клеток в единице площади листа.

Причиной таких противоречий являются, на наш взгляд, не только различные способы приготовления анатомических препаратов, измерения и подсчета показателей, которыми пользовались разные авторы, но и объективные трудности, связанные с особенностями строения листа злаков. Сравнительно невысокое содержание хлорофиллоносной ткани, наличие мощной склеренхимы затрудняют получение как хороших продольных срезов, так и качественной суспензии при мацерации тканей листа. Существенные трудности создают особенности морфологии мезофилльных клеток, рассмотрению которых прежде всего и посвящено данное сообщение.

Материал и методика

В 1980—1984 гг. в лаборатории физиологии растений НИИСХ Юго-Востока проводили изучение структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата отдельных видов и сортов яровой пшеницы: исследовали анатомическую организацию и мезоструктуру листьев различных ярусов главного побега.

Изучали два вида пшеницы: *T. aestivum* и *T. durum*. Вид *T. aestivum* был представлен сортами Саррубра и Лютесценс 1848, *T. durum* — сортами Саратовская 41 и Мелянопус 69.

При изучении анатомии листа пшеницы использовали методику приготовления срезов, предложенную H. Lee с соавторами (1980). Кусочки листьев фиксировали в течение 3 ч в 2 %-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере, постфиксировали в 1 %-м растворе осмиевой кислоты в течение 12 ч, дегидратировали в серии этанола и заключали в эпон 812.

Продольные, поперечные и параллельные поверхности срезы листовой пластинки 1—2 мкм толщиной готовили с помощью стеклянных ножей на ультрамикротоме фирмы «Tesla». Такая методика приготовления препаратов позволяет получать высококачественные срезы, дающие возможность хорошо рассмотреть не только общее расположение тканей, но и форму отдельных клеток.

Соотношение авто- и гетеротрофной ткани в листе определяли методом ферментативной мацерации. Для мацерации использовали неразведенный кишечный сок виноградных улиток — «цитазу», представляющий собой смесь ферментов. Высечки из средней части листа выдерживали в «цитазе» в течение суток при комнатной температуре, затем тщательно отмывали, при этом автотрофные клетки вымывались, а оставшуюся гетеротрофную ткань высушивали до абсолютно сухой массы. По разнице массы немацерированных высечек и гетеротрофной ткани определяли процентное содержание хлорофиллоносных клеток в листе.

Для измерения параметров мезоструктуры высечки листьев известной площади фиксировали сначала в фиксаторе Гаммалунда, затем переводили в 70 %-й этанол. Для мацерации тканей листа использовали 5 М раствор соляной кислоты. Мацерировали материал при нагревании на водяной бане в течение 3 ч, а затем тщательно растирали стеклянной палочкой в толстостенной пробирке до полного исчезновения больших кусочков ткани. Описанный режим мацерации позволяет получать суспензию достаточно хорошего качества: без агрегатов ткани и в то же время с хорошо сохранившимися хлоропластами, не потерявшими зеленой окраски. Более жесткие условия мацерации (использование других мацерирующих агентов, увеличение времени кипячения высечек) хотя и облегчают распад ткани, но приводят к обесцвечиванию и агглютинации хлоропластов, что делает точный подсчет их невозможным. Все дальнейшие операции с суспензией клеток проводили по методике, предложенной А. Т. Мокроносовым и Р. А. Борзенковой (1978), с некоторыми изменениями, суть которых будет изложена ниже.

Результаты и обсуждение

Не рассматривая подробно анатомического строения листа пшеницы, обратим лишь внимание на содержание автотрофной ткани в этом основном фотосинтезирующем органе. По данным Dean и Leech (1982), только от 44 до 54 % всех клеток листа первого яруса *T. aestivum* приходится на долю хлорофиллоносных. Эти авторы оценивали долю мезофилльных клеток в листе путем измерения профилей клеток на поперечных срезах и подсчета числа этих профилей.

Из наших данных, полученных с использованием метода ферментативной мацерации, следует, что доля ассимилирующей ткани в листе двух изучавшихся видов пшеницы несколько выше, чем по сведениям Dean и Leech, причем наблюдается различное ее содержание не только в онтогенезе листа, но и в зависимости от положения листа на стебле. Значительную роль играют также условия среды, при которых формируется тот или иной лист. В наших опытах процентное содержание хлорофиллоносных клеток в нижних ярусах изучавшихся сортов мягкой пшеницы Саррубра и Лютесценс 1848 составило 73—74, во флаговом листе — 59 %. У сорта твердой пшеницы Саратовская 41 эти значения были соответственно 77—80 в нижних ярусах и 65 % во флаговом листе.

Более подробно остановимся на вопросе о форме мезофилльных клеток, их размерах и расположении в листе. Разветвленные клетки мезофилла пшеницы подобны цепочкам палисадных клеток с полусферическими концами (рис. 1). Длина такой цепочки существенно варьирует, что зависит от количества ее отдельных элементарных звеньев. Отдельное звено с параметрами *a* и *b* будем в дальнейшем называть клеточной ячейкой. Число ячеек на одну мезофилльную клетку различно: от 2 до 10 и даже более, оно зависит от расположения клетки внутри листа: клетки, лежащие ближе к пучку проводящей ткани, имеют большее число ячеек (которые в свою очередь менее выражены), чем клетки, расположенные дальше от пучка. Наиболее крупные ячейки, но меньшее их число, имеют клетки, лежащие под верхней эпидермой. На рис. 2 представлено распределение мезофилльных клеток по числу ячеек в листе 5-го яруса у двух сортов твердой и двух сортов мягкой пшеницы. Обращают на себя внимание факт почти полного отсутствия простых клеток, а также различное максимальное число ячеек у клеток мезофилла различных видов и даже сортов пшеницы: 9 — у двух изучавшихся сортов твердой пшеницы, 10 — у стародавнего сорта мягкой пшеницы Саррубра, 12 — у современного сорта интенсивного типа Лютесценс 1848.

Размеры отдельной клетки зависят от числа ячеек в ней (рис. 3). Ячейки клеток, несущих разное их число, также имеют различные собственные размеры (рис. 4). В клетках, имеющих много ячеек, отдельные ячейки, как правило, меньше по размерам. Клетки, состоящие из 9 и более ячеек похожи на очень длинную простую клетку с извилистой оболочкой.

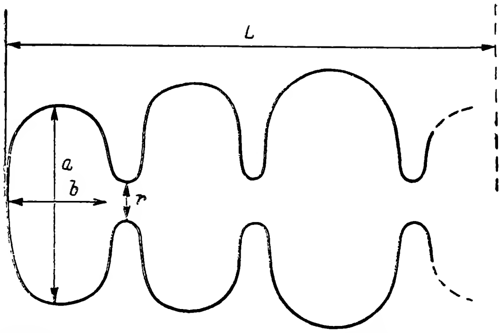


Рис. 1. Схема усредненной мезофилльной клетки листа пшеницы.

L — длина клетки; *a*, *b*, *r* — параметры отдельной клеточной ячейки.

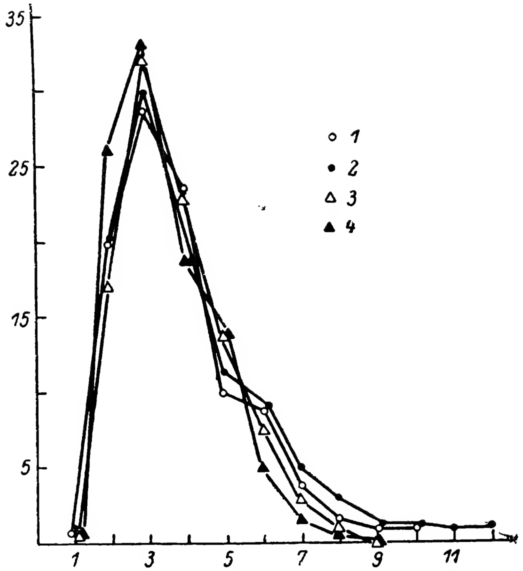


Рис. 2. Распределение мезофилльных клеток по числу клеточных ячеек у 4 сортов яровой пшеницы (лист 5-го яруса).

1 — Саррубр , *2* — Лютесценс 1848, *3* — Саратовская 41, *4* — Мелянопус 69. *На оси абсцисс* — число клеточных ячеек, *на оси ординат* — частота встречаемости клеток различных типов, процент от общего числа.

В суспензии клеток листа встречаются также простые, но сильно удлиненные клетки с большим числом мелких хлоропластов — это клетки обкладки проводящего пучка. Они тесно прилегают к пучку и очень часто выделяются вместе с ним. Различные типы клеток мезофилла пшеницы представлены в таблице (см. вклейку, *а—ж*).

Абсолютные размеры мезофилльных клеток (параметры *a*, *b*, *L*) довольно сильно варьируют в зависимости от яруса листа, на что впервые обратил внимание еще В. Р. Заленский (1904), а для пшеницы подтвердил N. Chonan (1965). Данные, полученные нами, еще раз подтверждают справедливость этого вывода, а также показывают, что на размерах клеток существенно отражаются условия внешней среды, при которых формируется лист (табл. 1, 2).

Размер клетки (соответственно и клеточной ячейки) и число хлоропластов в ней находятся в прямой зависимости (табл. 2). Необходимо только отметить, что объем клетки изменяется в большей степени, чем число пластид, поэтому клетки верхних ярусов содержат несколько большее число хлоропластов в единице своего объема. Вместе с фактором мелкоклеточности и более высокой концентрацией клеток в единице листовой площади это приводит к значительному

ТАБЛИЦА 1

Изменение параметров клеточной ячейки листа 5-го яруса *T. aestivum* (сорт Лютесценс 1848) в зависимости от гидротермического режима года

Год	Размеры клеточной ячейки, мкм	
	высота (*a*)	ширина (*b*)
1980, относительно благоприятный	49.0	24.0
1981, острозасушливый	38.3	19.0
1982, относительно благоприятный	49.2	22.8
1983, засушливый	40.6	19.9
1984, острозасушливый	39.4	18.1

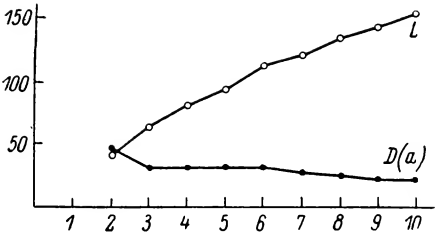


Рис. 3. Зависимость длины и высоты клетки от числа клеточных ячеек в ней.

L — длина клетки, *D* (*a*) — высота клетки. Здесь и на рис. 4: *на оси абсцисс* — число клеточных ячеек; *на оси ординат* — измеряемый параметр, мкм.

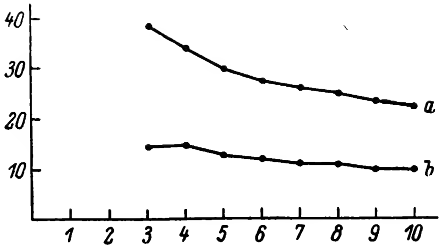


Рис. 4. Зависимость высоты и ширины клеточной ячейки от их числа в клетке.

a — высота клеточной ячейки, *b* — ширина клеточной ячейки.

преимуществу верхних листьев по числу хлоропластов на единице ассимилирующей поверхности по сравнению с листьями средних ярусов. Листья самых нижних ярусов (1—3) также характеризуются высоким содержанием пластид в единице площади листа из-за более низкого содержания механической и проводящей тканей и крупных хлорофиллоносных клеток с большим числом хлоропластов в них.

Таковы некоторые наиболее общие закономерности организации ассимилирующей ткани листа пшеницы, которые необходимо учитывать при оценке мезоструктуры фотосинтетического аппарата в целях сравнительного изучения различных генотипов.

Обсуждая возможные причины наличия у злаков, в том числе и пшеницы, сложноорганизованного мезофилла, в первую очередь необходимо обратить внимание на точку зрения R. Dunstone и L. Evans (1974), согласно которой сильная разветвленность мезофилльных клеток у видов пшеницы высокой плоидности является необходимым условием поддержания в ходе эволюции отношения поверхности клетки к ее объему на постоянном уровне. В противном случае с увеличением размеров клеток происходило бы значительное увеличение мезофилльного сопротивления, что привело бы в конечном итоге к существенному снижению интенсивности фотосинтеза. Некоторое снижение интенсивности фотосинтеза единицы листовой поверхности у современных гексаплоидных пшениц по сравнению с диплоидными отмечали многие исследователи (Khan, Tsunoda, 1971; Dunstone, Evans, 1974; Planchon, 1974; Austin et al., 1982). Это снижение крайне нежелательно при интенсивно идущем селекционном процессе на высокую продуктивность. К настоящему времени стало совершенно ясно, что генотипические различия по фотосинтезу определяются не только биохимическими, но и анатомическими признаками листа (Austin et al., 1982). Однако, как мы уже отмечали, описанные особенности анатомической организации листа пшеницы осложняют количественную оценку и сравнение разных генотипов по мезоструктурным признакам. Классические работы

ТАБЛИЦА 2

Отдельные показатели структуры мезофилла листа *T. aestivum* в зависимости от его положения на стебле

(сорт Лютесценс 1848, 1980 г.)

Ярус	Размеры клеточной ячейки (условной клетки)			Число хлоропластов в ней, шт	Число ассимилирующих условных клеток в 1 см² листа, тыс.	Число хлоропластов в 1 см² листа, млн
	высота, мкм	ширина, мкм	объем, мкм³			
3-й	52.5	29.4	23.8·10³	42	354	14.8
5-й	49.0	24.0	15.0·10³	28	247	6.9
8-й, флаг	36.4	17.6	5.9·10³	25	505	12.6

по анатомии растений, несмотря на тщательность выполнения, не описывают формы отдельных клеток мезофилла по той причине, что выполнены на поперечных и продольных парафиновых срезах, где из-за их значительной толщины детальное строение клеток трудноразличимо. Ультратонкие срезы, получаемые для электронной микроскопии, также не дают представления о полной клетке. Этими обстоятельствами, видимо, и объясняется тот факт, что первое подробное описание мезофилльных клеток пшеницы появилось лишь в 1965 г. в работе N. Chonan, и только в 1981 г. T. Sasahara предложил формулы для вычисления объема клетки (V) и ее поверхности (S)

$$V = \frac{1}{4}\pi \sum_{n-1}^{n} b^2\left(a - \frac{1}{3}b\right),$$

$$S = \pi \sum_{n-1}^{n} a_n b_n - 2\pi \sum_{n-1}^{n} r_{n-1}^2\left(\frac{b_{n-1} + b_n}{a_{n-1} + a_n}\right),$$

где a, b, r — параметры клеточной ячейки («unit arm»), n — число ячеек.

M. Parker и M. Ford (1982) довольно подробно описали не только форму усредненной мезофилльной клетки, но и все типы клеток, встречающихся в мезофилле трех изученных ими видов пшеницы различного уровня плоидности.

В связи со сложностью строения хлорофиллоносной клетки пшеницы представляется необходимым обсудить возможности и некоторые подходы к применению системы структурно-функциональных показателей, предложенной Мокроносовым и Борзенковой (1978), при изучении различных генотипов пшеницы.

В результате проведенной работы мы пришли к выводу, что для расчета основных показателей мезоструктуры листа удобно в качестве основной единицы структуры использовать не истинную клетку, которая сильно варьирует по форме и размерам, а условную клетку — клеточную ячейку. При таком способе анализа измеряются параметры отдельной клеточной ячейки (оси a, b), в ней же подсчитываются и хлоропласты. В гемоцитометре также подсчитывается число клеточных ячеек. Эти процедуры относительно легко выполнить, так как хлоропласты в отдельных ячейках клетки лежат довольно автономно. Измеряются оси и подсчитываются пластиды в ячейках клеток, состоящих из 2—8 таких ячеек. Эти клетки составляют примерно 95 % всех типов клеток (см. рис. 2). Обратим внимание на то, что в гемоцитометре подсчитываются ячейки абсолютно всех типов клеток. Важнейший показатель мезоструктуры листа — число хлоропластов в единице ассимилирующей поверхности — при таком способе подсчета будет равен произведению числа хлоропластов в одной клеточной ячейке на число ячеек в единице площади листа.

Удобство и целесообразность предлагаемого способа, на наш взгляд, заключается в следующем: 1) клеточная ячейка является морфологическим аналогом клетки двудольных и многих однодольных растений; 2) подсчет числа хлоропластов в одной ячейке с высокой степенью точности провести гораздо проще, чем в целой, иногда очень длинной клетке; 3) сложность формы клеток мезофилла пшеницы и большое разнообразие типов клеток приводят к необходимости расширить систему структурных характеристик листа, что едва ли даст больше информации, но сильно усложнит анализ за счет введения дополнительных показателей.

Безусловно, предлагаемый способ измерения и расчета показателей мезоструктуры листа не лишен недостатков, но мы считаем его наиболее удобным при сравнительном изучении генотипов, дающим хорошие результаты, воспроизводимые и сопоставимые в разных опытах.

ЛИТЕРАТУРА

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Киев, 1904. 212 с. — *Мокроносов А. Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Уральского ун-та, 1978, с. 5—30. — *Мо-*

кроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с. — *Мокроносов А. Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. XLII Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1983. 64 с. — *Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А.* Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. — В кн.: Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 1978, т. 61, № 3, с. 119—133. — *Рожевиц Р. Ю.* Злаки. Введение в изучение кормовых и хлебных злаков. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937. 636 с. — *Чакалова Е., Рипке Б., Хоффман П.* Структурно-функционални проучвания на пшеницата. 2. Функционална анатомия на първия лист от покълнеци на някои еволюционни форми на пшеницата. — Физиология на растенията, 1980, т. 6, № 4, с. 78—89. — *Austin R. B., Morgan C. L., Ford M. A., Bhagmat S. G.* Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* L. and related diploid and tetraploid species. — An. Bot., 1982, vol. 49, p. 177—189. — *Chonan N.* Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot. — Proc. Crop. Sci. Japan., 1965, vol. 33, N 1, p. 388—393. — *Chonan N.* Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 5. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops. — Proc. Crop. Sci. Japan., 1970, vol. 39, p. 418—425. — *Dean C., Leech R. M.* Genome expression during normal leaf development. 1. Cellular and chloroplast numbers and DNA, RNA and protein levels in tissues of different ages within a seven-day-old wheat leaf. — Plant Physiol., 1982, vol. 69, N 4, p. 904—911. — *Dunstone R., Evans L. T.* Role of changes in cell size in the evolution of wheat. — Austral. J. Plant Physiol., 1974, vol. 1, N 1, p. 157—165. — *Hraška S.* Vplyv genotypu a prostredia na počet chloroplastov pšenice. — Pol'nohospodárstvo, 1977, r. 23, N 11, s. 945—951. — *Kaufman P. B.* Development of the shoot of *Orysa sativa* L. 2. Leaf histogenesis. — Phytomorphology, 1959, vol. 9, p. 277—311. — *Khan M. A., Tsunoda S.* Comparative leaf anatomy of cultivated wheat and wild relatives with reference to their leaf photosynthetic rates. — Jap. J. Breeding, 1971, vol. 21, N 3, p. 143—150. — *Lee H. J., Ashley D. A., Brown R. H.* Sucrose concentration gradients in wheat leaves. — Crop. Sci., 1980, vol. 20, N 1, p. 95—99. — *Metcalfe C. R.* Anatomy of the monocotyledons. 1. *Gramineae.* Oxford: Clarendon Press, 1960. 731 p. — *Parker M. C., Ford M. A.* The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species. — An. Bot., 1982, vol. 49, p. 165—176. — *Planchon C.* Assimilation nette par unite de serface chez diverses du genre *Triticum.* — An. Amelior Plant., 1974, vol. 24, N 2, p. 201—207. — *Sasahara T.* Influence of genome on leaf anatomy of *Triticum* and *Aegilops.* — An. Bot., 1982, vol. 50, N 4, p. 491—497. — *Tuan H. C.* Studies on the leaf cells of wheat. Morphology of the mesophyll cells. — Acta Bot. Sin., 1962, vol. 10, p. 285—291.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Юго-Востока,
Саратов.

Получено 5 III 1986.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 582.998 (479)

Е. А. Земскова, М. Т. Циклаури

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

E. A. ZEMSKOVA, M. T. CIKLAURI. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) IN THE FLORA OF CAUCASUS

Carduus albidus Bieb., **2n=62.** ГССР, Тбилиси, окр. Института ботаники, Циклаури, 1983 г., TBI;[1] Болнисский р-н, окр. Болниси, Циклаури, 1983 г.; Цител-Цкаройский р-н, Пантишара, Циклаури, 1984 г.; АзССР, Баку, окр. Института ботаники, Циклаури, 1985 г.

C. adpressus C. A. Mey., **2n=18.** ГССР, Хевсурети, р. Митлухос-цкали, 1700—2000 м над ур. м., Гагнидзе, Шетекаури, 1983 г.

C. cinereus Bieb., **2n=18.** АзССР, Баку, окр. Института ботаники, Циклаури, 1985 г.

C. crispus L., **2n=16.** ГССР, Хевсурети, окр. с. Муцо, Циклаури, 1985 г.; АрмССР, Апаранский р-н, окр. с. Кочаки, Циклаури, 1983 г.; ГССР, Ленингорский р-н, окр. «Ломиса», Циклаури, 1983 г.

C. hajastanicus Tamamsch., **2n=30.** АрмССР, окр. с. Микоян, Челидзе, Зауташвили, 1985 г.

C. hohenackeri Kazmi, **2n=16.** ГССР, Боржомский р-н, между селениями Даба и Цагвери, Циклаури, 1984 г.

C. laciniatus Ledeb., **2n=18.** ГССР, Боржомский р-н, окр. Бакуриани, Циклаури, 1983 г.

C. nutans L., **2n=16.** ГССР, Гардабанский р-н, окр. с. Кэсало, Челидзе, 1984 г.; Хевсурети, ущ. Хевисцкали, окр. с. Муцо, Циклаури, 1985 г.; Ленингорский р-н, ущ. р. Сашурисхеви, Циклаури, 1983 г.

C. onopordioides Fisch. ex Bieb., **2n=30.** ГССР, Тбилиси, окр. Института ботаники, Циклаури, 1985 г.

C. seminudus Bieb., **2n=28.** ГССР, Тбилиси, окр. Института ботаники, Циклаури, 1985 г.

**Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.**

Получено 19 VI 1986.

---

[1] **Все исследованные экземпляры хранятся в Гербарии Института ботаники г. Тбилиси.**

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9

ПАМЯТИ ОЛЬГИ ИОАКИНФОВНЫ КУЗЕНЕВОЙ

(К 100-летию со дня рождения)

N. I. KORCHAGINA. IN MEMORY OF OLGA IOAKINFOVNA KUZENEVA (IN CONNECTION WITH THE CENTENARY OF HER BIRTH)

Флорист-систематик и ботанико-географ Ольга Иоакинфовна Кузенева (31 марта (13 апреля) 1887—5 июля 1978) является представителем поколения первых русских женщин-ботаников, девизом которых было беззаветное служение народу. Она впитала в себя все лучшие черты интеллигенции своего времени. Если бы пришлось одним словом определить основную черту ее характера, то следовало бы назвать благородство в самом высоком его понимании. И это не преувеличение, а лишь дань того глубокого уважения, которое неизменно испытывал каждый, кто имел счастье работать и общаться с О. И. Кузеневой.

О. И. родилась в уездном городе Духовщина Смоленской губернии в семье юриста. С отличием окончив в Петербурге Екатерининский институт, она поступила на открывшиеся в 1904 г. Высшие женские сельскохозяйственные курсы, организованные крупным ученым-агрономом И. А. Стебутом и в день празднования 50-летия его научной и общественной деятельности (1908 г.) получившие название Стебутовских. О. И. была в числе первых слушательниц этих прославленных курсов, с начала своего существования завоевавших большой авторитет благодаря высококвалифицированному профессорско-преподавательскому составу. Огромная заслуга в этом известного лесовода профессора Г. Ф. Морозова, помощника И. А. Стебута по учебной части, разработавшего программы занятий на курсах. Кафедрой почвоведения заведовал молодой, но уже известный своими исследованиями почв в различных районах России профессор Н. И. Прохоров, в котором счастливо сочетался талант ученого, организатора и педагога. Влияние их на формирование мировоззрения и научных интересов юной слушательницы курсов неоспоримо, о чем свидетельствует и характер ее исследований того периода.

1908 год, когда Переселенческое управление Русского вольно-экономического общества с невиданным для той поры размахом начало организовывать комплексные экспедиции, вошел в историю как год начала почвенно-ботанических экспедиций в Сибирь, Среднюю Азию и на Дальний Восток.

1908 год стал годом начала научной деятельности О. И. Будучи еще слушательницей старших курсов, она участвовала в почвенно-ботанической экспедиции в Приамурье, возглавляемой профессором Прохоровым. Обширные маршруты экспедиции Прохорова, охватившие бассейн Зеи в ее верхнем и среднем течении, были первыми почвенно-ботаническими изысканиями в глухом таежном крае. В 1908 г. было исследовано левобережье среднего течения р. Зеи до устья р. Ту (правый приток Зеи). В 1909 г. исследованиями экспедиции были охвачены бóльшие территории: водораздел Деп — Верхняя Зея, т. е. район в пределах р. Зеи от г. Зеи-Пристани до устья р. Сугджари и верховьев р. Деп, включая Тукур-Джагдскую котловину с оз. Огороном.

Первые печатные работы О. И., освещающие факты сельскохозяйственной культуры на северо-востоке Амурской обл., были уже результатом стационарных наблюдений, ставших возможными благодаря заложенной в 1909 г. Прохоровым серии метеорологических станций. При каждом таком стационарном пункте было опытное поле.

В 1909 г. О. И. окончила Стебутовские курсы. В декабре того же года она приняла участие в работе XII съезда русских естествоиспытателей и врачей в Москве, где ею был сделан в соавторстве с Прохоровым доклад «Эволюция болотных формаций Амурской области» по материалам Верхне-Зейской экспедиции. В более развернутом виде статья на эту тему была напечатана в 1911 г. в журнале «Почвоведение». В ней наглядно показана эволюция болотных образований, обусловленная совокупностью таких факторов, как климатические условия, расчлененность рельефа и особенно залегание горизонта вечной мерзлоты. Последний фактор и определял специфику процессов болотообразования в Амурской области в отличие от европейских. В этой работе была сделана попытка классифицировать типы болот.

Маршрут исследований 1910 г. проходил от ст. Рейново на р. Амуре, на водоразделе Уркана и Гилюя, и через хребет Тукурингру экспедиция по Гилюю вышла к Зее-Пристани. Исследованиями экспедиции 1911 г. были охвачены верхнее и среднее течение р. Зеи, западная часть Амурской обл. и южная часть Якутской обл.

Помимо ботанической работы, в обязанности О. И. входило также руководство всеми исследованиями в отсутствие начальника отряда. Большой, ставший впоследствии уникальным, гербарий, собранный О. И., хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

В 1914 и 1915 гг. экспериментальные исследования О. И. были сосредоточены главным образом в районах Улангинского и Пиканского опытных полей, а маршрутными — были охвачены хребет Тукурингра (его зона гольцов) и самый высокий голец Тукурингры — Бекельдеул.

С открытием 1 сентября 1918 г. Географического института на базе Высших географических курсов при Докучаевском почвенном комитете О. И. перешла на педагогическую работу. Студенты были активными слушателями лекций Прохорова и Кузеневой, а в руководимых ими кружках продолжалось обсуждение научных проблем. В 1920 г., вскоре после изгнания интервентов с Кольского п-ва, О. И. работала в составе комплексной экспедиции (почвенный отряд возглавлял Прохоров, а геоботанический — В. Н. Сукачев). Ею были проведены исследования растительности западных склонов Хибинских гор, восточного побережья оз. Имандры и района Мурманска (Чуна-тундра). Эти исследования имели практическую направленность. Для освоения богатейших запасов апатитов необходимо было решить проблему продвижения земледелия на север. Первые опыты с экспериментальными посевами и по устройству индивидуальных огородов дали положительный результат, но важность подтверждения неслучайного успеха вызвала необходимость продления сроков эксперимента. Срок экспедиции был продлен, и в 1923 г. на сельскохозяйственной выставке в Москве дипломом II степени были отмечены успехи мурманских земледельцев. Вопрос о возможности земледелия в суровом северном крае решился положительно.

В 1925 и 1926 гг. О. И. снова в составе экспедиции Прохорова вела исследования в Амурской обл. и частично в Якутской АССР. Рукописи ее отчетов «Характеристика растительности бассейна верхнего течения р. Томи» (1926) и «Ботанико-географический очерк района Селемджинской экспедиции» (1927) с геоботанической картой территории являются составными частями отчетов Томско-Ташинского отряда ДВРПУ Краевого земельного управления.

Как флорист-систематик О. И. участвовала в создании «Флоры юго-востока европейской части СССР», вышедшей под редакцией Б. А. Федченко, а позднее и «Флоры СССР». В 1947 г. О. И. защитила кандидатскую диссертацию «Быссино-Селемджинский район в естественно-историческом отношении». Перед Великой Отечественной войной и в годы войны О. И. проводила исследования растительности Башкирии. Собранные ею коллекции растений частично остались в Уфимском ботаническом саду, частично хранятся в Полярно-Альпийском ботаническом саду (ПАБС), в котором после Великой Отечественной войны О. И. работала в качестве старшего научного сотрудника. Выбор места работы не был случайным. На Кольской земле прошел период ее работы в составе комплексной экспедиции в 20-х годах. Теперь перед ботаниками ПАБСа стояла задача составления «Флоры Мурманской области». О. И. была не только активным автором, но и участником экспедиций, предпринятых из-за недостатка гербарного материала в самые отдаленные уголки Кольского п-ва. Кроме того, на ней лежали заботы по составлению всех выпусков «Флоры Мурманской области», пятитомное издание которой было успешно завершено в 1966 г.

В памяти тех, кто знал О. И., она навсегда останется человеком, для которого чувство общественного долга превыше всего. За какое бы дело она ни бралась, отдавала ему всю себя. Казалось, что неинтересных дел для нее вовсе не существовало. Ни суровые испытания жизни, ни превратности судьбы не сломили ее, не сделали безучастной и черствой к чужим бедам. Как признание и уважение к скромной труженице на ниве ботанической науки останутся на века названные в честь О. И. Кузеневой растения, к которым, в частности, относятся *Rhabdoweisia kuzenevae* Broth., *Anthyllis kuzenevae* Juz., *Aconitum kuzenevae* Worosch.

Выступление ее в печати в защиту русского леса (1914) актуально и поныне, когда забота о судьбе лесов и охране окружающей среды стала чрезвычайно важной проблемой.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ О. И. КУЗЕНЕВОЙ

1910. Эволюция болотных формаций Амурской области и опыт их классификации. — Дневн. XII съезда русск. естествоисп. и врачей в Москве с 28 декабря 1909 г. по 6 января 1910 г., № 10, с. 522—523. (Совместно с Н. И. Прохоровым).

Факты с.-х. культуры на северо-востоке Амурской области. — Вестн. сельск. хоз-ва, т. 11, № 6, с. 6—8; № 7, с. 13—15.

1911. Эволюция болотных формаций Амурской области и опыт их классификации. — Почвоведение, т. 13, № 2, с. 67—91.

1913. Список растений, упомянутых в тексте «Материалов метеорологических станций по изучению климата, почв и растительности Амурской области 1909—1910 гг.» — Тр. Амур. экспед., вып. 14, с. 683—685.

1914. Березы, собранные в Амурской и Якутской областях Н. Прохоровым и О. Кузеневой. Обработала О. Кузенева. — Тр. Бот. муз. Акад. наук, вып. 12, с. 62—74.

Палы тайги Приамурья. — Лесн. журн., вып. 9—10, СПб, с. 1371—1405.

1916. Список мхов Амурской и Якутской областей. — Тр. Бот. муз. Акад. наук, вып. 16, с. 1—71. (Совместно с В. Бротерусом и Н. Прохоровым).

1920. Растения, собранные В. Ч. Дорогостайским на Яблоновом хребте в 1914 г. — Тр. Бот. муз. Росс. Акад. наук, вып. 18, с. 1—12.

Список растений, собранных Зейскими экспедициями в Амурской области. Ч. I. — Там же, с. 26—92.

1922. О нарушении процессов почвообразования при пожарищах в связи с изменением растительного покрова. — Русский почвовед, № 1—3, с. 19—21.

1927. Дальневосточная экспедиция НКЗ. — Изв. Гл. Бот. сада СССР, т. 26, вып. 2, с. 191—192.

Sparganium L. — Ежеголовка. — В кн.: Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 1, Л.: Гл. Бот. сад, с. 47—49.

1930. Четвертый перечень засушенных растений, предлагаемых в обмен Гербарием Главного Ботанического сада в 1930 г. Л. 52 с.

Сем. *Betulaceae*. Березовые. — В кн.: Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 4. Л.: Издание Гл. Бот. сада, с. 63—71.

1931. Сем. *Polygalaceae*. Истодовые. — В кн.: Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 5. М.; Л.: Сельколхозгиз, с. 656—659.

1935. Сем. Ароидные — *Araceae* Neck. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, с. 478—491.

Сем. Рясковые — *Lemnaceae* Dumort. — Там же, с. 491—494.

Сем. Коммелиновые — *Commelinaceae* Rchb. — Там же, с. 498—502.

Сем. Понтедеровые — *Pontederiaceae* Dumort. — Там же, с. 502—503.

Род Тофильдия — *Tofieldia* Huds. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, с. 3—5.

Род Нартеций или костолом — *Narthecium* (Moehr.) Huds. — Там же, с. 5.

Род Стенанциум — *Stenanthium* Kunth. — Там же, с. 6—7.

Род Зигаденус — *Zygadenus* Rich. — Там же, с. 9.

Род Ацелидант — *Acelidanthus* Trautv. et Mey. — Там же, с. 9—10.

Род Чемерица — *Veratrum* L. — Там же, с. 10—14.

Род Клинтония — *Clintonia* Raf. — Там же, с. 448—451.

Род Смилацина — *Smilacina* Desf. — Там же, с. 451—454.

1936. Сем. Саурyровые — *Saururaceae* Lindl. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 20.

Сем. Хлорантовые — *Chloranthaceae* Blume. — Там же, с. 20—21.

Род Береза — *Betula* L. — Там же, с. 269—305.

Arisaema amurense Maxim. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Вып. 10. Л., с. 51—52, № 3101.

Сем. Лаконосные — *Phytolaccaceae* Lindl. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 372—373.

Сем. Аизовые — *Aizoaceae* A. Br. — Там же, с. 374—376.

Сем. Портулаковые — *Portulacaceae* Lindl. — Там же, с. 376—386.

1937. Роголистниковые — *Ceratophyllaceae* A. Gray. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 14—20.

1947. Быссино-Селемджинский район в естественно-историческом отношении: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л. 20 с.

1953. Сем. Плауновые — *Lycopodiaceae* L. C. Rich. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 74—82.

Сем. Плаунковые, или Селагинелловые, — *Selaginellaceae* Metten. — Там же, с. 82—85.

Сем. Полушниковые — *Isoetaceae* Bartling. — Там же, с. 86—88.

Сем. Ежеголовниковые — *Sparganiaceae* Engl. — Там же, с. 98—103.

Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Engl. — Там же, с. 104—118.

Сем. Взморниковые — *Zosteraceae* Lindl. — Там же, с. 118—120.

Сем. Наядовые — *Najadaceae* Benth. et Hook. — Там же, с. 120.

Сем. Ситниковые — *Juncaginaceae* Lindl. — Там же, с. 120—124.

Сем. Частуховые — *Alismataceae* DC. — Там же, с. 124—129.

Сем. Сусаковые — *Butomaceae* S. F. Gray. — Там же, с. 129—130.

Таблица для определения родов сем. Злаки — *Gramineae* Juss. — Там же, с. 133—134.

Род Двукистник, Канареечник — *Digraphis* Trin. — Там же, с. 137—138.

Род Зубровка — *Hierochloë* R. Br. — Там же, с. 142—144.

Род Бор — *Milium* L. — Там же, с. 144—145.

Род Тимофеевка — *Phleum* L. — Там же, с. 145—148.

Род Лисохвост, Батлачок — *Alopecurus* L. — Там же, с. 148—152.

Род Арктагростис — *Arctagrostis* Grieseb. — Там же, с. 152—154.

Род Полевица — *Agrostis* L. — Там же, с. 154—160.

Род Вейник — *Calamagrostis* Adans. — Там же, с. 160—174.

Род Метлица — *Apera* Adans. — Там же, с. 174—176.

Род Валодея — *Vahlodea* Fries. — Там же, с. 177.

Род Луговик — *Deschampsia* P. B. — Там же, с. 178—182.

Род Трищетинник — *Trisetum* Pers. — Там же, с. 182—184.

Род Овес — *Avena* L. — Там же, с. 184—186.

Род Бекманния — *Beckmannia* Host. — Там же, с. 187—188.

Род Тростник — *Phragmites* Trin. — Там же, с. 188—190.

Род Молиния — *Molinia* Schrank. — Там же, с. 190.

Род Поручейница — *Catabrosa* P. B. — Там же, с. 190—192.

Род Тонконог, Келерия — *Koeleria* Pers. — Там же, с. 193.

Род Перловник — *Melica* L. — Там же, с. 193.

Род Ежа — *Dactylis* L. — Там же, с. 194.

Род Гребенник — *Cymosurus* L. — Там же, с. 194—198.

Род Мятлик — *Poa* L. — Там же, с. 198—214.

Род Арктофила — *Arctophila* Rupr. — Там же, с. 216—218.

Род Манник — *Glyceria* R. Br. — Там же, с. 218—219.

Род Бескильница — *Atropis* Rupr. — Там же, с. 219—222.

Род Костер — *Bromus* L. — Там же, с. 234—238.

Род Белоус — *Nardus* L. — Там же, с. 238—240.

Род Рожь — *Secale* L. — Там же, с. 250—251.

Род Пшеница — *Triticum* L. — Там же, с. 251.

Род Волоснец — *Elymus* L. — Там же, с. 251—252.

Род Ячмень — *Hordeum* L. — Там же, с. 252—254.

1954. Описание сем. Осоковые — *Cyperaceae* J. St. Hil., таблица для определения родов сем. *Cyperaceae*. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 11—12.

Род Осока — *Carex* L. — Там же, с. 49—142.

1956. Сем. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* Reichenb. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 194—250.

Сем. Кувшинковые — *Nymphaceae* DC. — Там же, с. 250—259.

1959. Сем. Мотыльковые (Бобовые) — *Papilionaceae* Hall. (*Leguminosae*). — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 120—166.

Сем. Кисличные — *Oxalidaceae* Lindl. — Там же, с. 172—174.

Сем. Льновые — *Linaceae* Dumort. — Там же, с. 174—176.

1963. О «Флоре Мурманской области». — Бот. журн., т. 48, № 8, с. 1215—1216.

1966. Сем. Пасленовые — *Solanaceae* Pers. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 5. М.; Л.: Наука, с. 93—96.

Сем. Норичниковые — *Scrophulariaceae* Lindl. — Там же, с. 96—136.

Сем. Маревые — *Rubiaceae* Juss. — Там же, с. 153—162.

Сем. Колокольчиковые — *Campanulaceae* Juss. — Там же, с. 178—184.

1973. Памяти Н. И. Прохорова (1877—1930). — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, т. 206, с. 3—11.

Н. И. Корчагина.

Главный ботанический сад АН СССР,
Отдел флоры СССР,
Москва.

Получено 11 IX 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 :002.01 : 581.8 : 581.48

Сравнительная анатомия семян / Главный редактор А. Л. Тахтаджян. Т. 1. Однодольные / Ред. тома М. Ф. Данилова. — Л.: Наука, 1985. 318 с. Библиогр. 1001 назв., ил. 80. Т. 1450. Ц. 5 р. 50 к.

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. (*A REVIEW*).
COMPARATIVE SEED ANATOMY. 1985

До недавнего времени наши ботаники избегали, так сказать, мировых масштабов, уступая инициативу в создании сводок, охватывающих растения всей планеты, европейским ученым. Эта инициатива долгие годы — еще с конца прошлого столетия — принадлежала немецкой науке с ее многотомными «Die natürlichen Pflanzenfamilien» и «Die Pflanzenwelt». В XX в. такого рода работы стали выполнять английские (например, «Anatomy of Dicotyledons») и отчасти французские научные коллективы. Можно думать, что это в известной степени закономерно. Советским ботаникам слишком много было что делать у себя дома. У нас была успешно завершена тридцатитомная «Флора СССР», ее издание — самое обширное ботаническое мероприятие XX в., начаты, а во многих республиках и закончены региональные «Флоры», проведена и проводится инвентаризация древесных и кустарниковых растений, акклиматизировавшихся на нашей территории («Деревья и кустарники СССР», т. 1—6, 1949—1962), растительных ресурсов («Растительные ресурсы СССР», т. 1, 1984) и ряд других сводок такого же масштаба. Можно думать, что такая работа вообще характерна для стран с огромной территорией, которую не столь просто освоить. Достаточно указать в этом отношении на США, где при всей активности американской науки также практически не создавалось «мировых сводок» (что отнюдь не исключало участия североамериканских ученых в сводках, составляемых их европейскими коллегами).

Появление у нас ряда мировых сводок, к которым относятся научно-популярная «Жизнь растений», два тома по сравнительной эмбриологии и рецензируемая ниже «Сравнительная анатомия семян», следует считать очень отрадным. Это свидетельствует о том, что у нас первый период инвентаризации своей флоры завершен и советские ботаники могут переходить к более широким масштабам, хотя до тех пор, пока существуют растения (и растительность) и есть род человеческий на Земле, будут и ботаники и будет что им делать у себя дома.

Сравнительная анатомия семян представляет собой совершенно своеобразную главу общей анатомии растений. Семена — это та часть растения, которая лежит как раз посередине между «генеративными органами» и «органами вегетативными», как традиционно обозначают две сферы растения. Цветок со всей совокупностью его элементов — основа основ таксономии растительного мира не только потому, что здесь вершатся судьбы поколений, но еще и потому, что, возникая на растении только в определенную пору его жизни, цветок (в том широком смысле слова, которое ему иногда придают англичане) в известной степени выходит из-под пресса естественного отбора, от той борьбы за существование, которую ведут все остальные части тела и ткани растения в его извечном стремлении выжить. Именно поэтому при всем огромном разнообразии типов цветка он больше всего хранит в себе признаков родства, объединяя самые крупные таксоны от класса до семейства. Значение цветка как основного признака, характеризующего родственные связи, интуитивно чувствовали все великие натуралисты Нового времени от Цезальпино до Линнея; и по сей день любая «Флора» любого региона — это прежде всего сравнительная морфология цветка.

Семя — образование, значительно менее эфемерное, чем цветок. Отделенное от растения, оно ведет длительное существование преимущественно в столь агрессивной среде, как почва, где семени нужно многое преодолеть, чтобы иметь возможность выполнить свое предначертание — прорасти, дать начало новой особи. Тем самым естественно и то великое разнообразие, которое характеризует и плод (плод, пожалуй, находится в еще более сложных условиях внешней среды, чем семя), и семена. Разнообразие это отнюдь не ограничивается только семенной кожурой — спермодермой — главной защитной тканью семени, его «броней», но охватывает (и это как раз прекрасно показано в рецензируемой книге) и другие части семени, как выполняющие функции запаса питательных веществ, так и сам зародыш.

Семена многих растений представляют огромный экономический интерес. Это в первую очередь семена злаков, составляющие основу питания значительной части человечества. Естественно поэтому, что семенам посвящены многие и многие руководства, монографии и отдельные статьи, причем в основном исследованными оказываются семена культивируемых растений, сорняков, древесных и лекарственных. Понятно и существование специальной дисциплины — «семеноведение», в своих немногих подразделениях (например, лесное семеноведение) включаемой в курсы соответствующих учебных заведений. Характерно, что только два элемента вегетативного тела растений изучают особые науки: кроме семеноведения, еще существует древесиноведение, тогда как нет особых наук по листу, лубу, ритидому и даже корням. Надо указать, что сравнительная анатомия древесины (ботаническое древесиноведение) довольно значительно обогнало семеноведение в основном потому, что древесина почти любого дерева и даже большого кустарника где-либо применяется, а следовательно, ее изучение представляет практический интерес, тогда как семена многих семейств растений практического значения не имеют. Есть еще одно обстоятельство, сделавшее анатомию древесины более разработанной главой анатомии растений именно в чисто научном отношении, — это появление в ее истории такого выдающегося исследователя, как I. W. Bailey. Его исследования и работа его сотрудников в США, а потом и последователей во всех странах мира позволили создать достаточно целостную концепцию и типов структур древесины, и основных вех ее эволюции.

В кратком введении к рецензируемой книге, обозначенном очень скромно «Предисловием» (слишком, на мой взгляд, кратком), авторы с теплотой упомянули двух своих предшественников в тяжелом и благородном труде обобщения огромной суммы данных по анатомии семян покрытосеменных — Ф. Нетолицкого (1926) и E. Corner (1976). Оба исследователя заслуживают большого уважения, но следует признать, что работы их не имели такого широкого международного резонанса, который получили работы Bailey. Это, с одной стороны, затруднило работу составителей «Сравнительной анатомии семян», но, с другой — открыло перед ними пути к завершающим обобщениям по эволюции строения семян, которые не были сделаны ни Нетолицким, ни Corner.

Первый том «Сравнительной анатомии семян», рассчитанной в целом на 5 томов, начинается со «Словаря терминов». Это очень ценно, ибо ничто так не вредит любым сравнительным исследованиям, как неразработанность и неясность терминологии. Словарь построен по алфавитному признаку, а не по групповому, как большей частью строят такие словари (например, «Словарь терминов, употребляемых при описании древесины»). Также по алфавиту построен и словарь в первом томе «Сравнительной эмбриологии цветковых». Оба пути построения словаря возможны, и оба имеют свои преимущества и недостатки. Данный словарь составлен очень тщательно, и определения в нем, как правило, четки и недвусмысленны (т. е. без того, что по-английски называется ambiguity). Это тем более важно, что словарь рассчитан на все издание в целом, а не только на однодольных и, следовательно, какие-либо исправления в нем в будущем не предполагаются. Все же позволю себе сделать по словарю некоторые замечания. Начну с того, что «Словарь терминов», предшествующий обширному многотомному труду, в принципе должен содержать рабочие термины, т. е. те, которые в этом сочинении будут использованы и которые авторы считают стандартными. У читателя же создается впечатление, что в Словаре приведены и такие термины, которыми сами авторы избегают пользоваться. Приведу один из многих аналогичных примеров: термин «битегминальное семя», обозначающий семя, в формировании кожуры которого принимают участие 2 интегумента, как правило, в описании семенной кожуры авторами не используется (и правильно, что не используется). В Словаре дано определение термина «семя» и указаны его различные формы — это правильно. Но термин «плод», с которого начинается каждое описание семян семейства, не определяется, и неясно, какими критериями отличаются «плоды» от «плодиков». Мне кажутся некоторой претенциозностью переводы всех терминов Словаря на латынь. Вряд ли такие термины, как «лигнин» и «лизис», понадобятся при латинском диагнозе нового вида, а ведь это практически единственный случай, когда латинский текст может оказаться нужным. И еще одно: думается, что не следует ставить знак равенства между «бороздчатостью» и «складчатостью» (термины «руминация», «борозда» — это углубление, а «складка» — это выпячивание). Есть и некоторые другие замечания в этом плане.

Словарь иллюстрирован семью страницами рисунков, что мне кажется самым неудачным в этом в целом образцовом издании. Безусловно, было бы удобнее для читателя, если бы рисунки непосредственно сопровождали термин, который они призваны иллюстрировать. Помещенные вне поясняющего их текста, они не достигают цели.

Переходя к рассмотрению основной части тома, укажу, что при принятой авторами системе А. Л. Тахтаджяна однодольные здесь рассматриваются в составе 21 порядка и 78 семейств, т. е. с высокой степенью дробности, предполагающей ту тесноту родственных связей родов и видов, которая создается единством происхождения. Естественно, что при этом было чрезвычайно трудно получить достаточно полные сведения по строению семян некоторых семейств. Заслуживает быть отмеченным, что примерно для 70 % семейств, помимо использования литературных данных, проведены и оригинальные исследования, выполненные специально для этого издания и нигде не опубликованные, что придает этому тому особое значение. Вместе с тем была использована и обширная литература (около 1 тыс. названий), причем в отличие от обычной у нас «англофилии» прекрасно цитируется французская, немецкая литература и литература на других европейских языках.

Сами описания достаточно четко разделены на рубрики, выделенные жирным шрифтом. Как правило, материал излагается по следующим разделам: «плод», «семя», «семязачаток», «семенная кожура», «эндосперм», «зародыш», (к моему сожалению, не выделены особой рубрикой семядоли), «прорастание». При этом, естественно, материал излагается с разной степенью подробности. Так, для злаков описание занимает 7 страниц текста и иллюстрировано 52 рисунками; для орхидных — 4 страницы текста и 56 рисунков, для лилейных — 4 страницы текста и 52 рисунка, тогда как сем. посидониевых описано всего в 12 строчках, а экдеколейные и вообще в 3.

Подавляющее большинство семейств представлено также и рисунками (в большинстве своем превосходными). Рисунки не имеют сквозной нумерации, а пронумерованы отдельно для каждого семейства. Учитывая, что их немногим менее 1500, надо признать это целесообразным, хотя в отдельных случаях и возникают некоторые неясности.

Создается впечатление, что на с. 139 (сем. корсиевых) выпал последний абзац с литературными ссылками. Пожалуй, это единственная типографская небрежность, которую я смог заметить.

Описания строения семени для некоторых семейств составлены блестяще — не буду их перечислять, чтобы не обидеть составителей других разделов, также вполне удовлетворительных. Собранный в таком количестве материал позволит, вероятно, по завершении труда обратиться к обобщению всех данных для понимания общих принципов эволюции семени. Надо полагать, что такой заключительный том входит в план редакционной коллегии издания. Отнюдь не собираясь посягать на область, мне в целом чуждую, хочу только высказать одно соображение, возникшее при знакомстве с рецензируемой книгой. Сравнивая строение семян таких различных по всем признакам семейств, как орхидные и пальмы, невольно думаешь о том, что здесь мы имеем четко выраженные два пути диссеминации, отвечающие двум путям отбора: так называемому K-отбору у пальм, когда диаспор мало, но они прекрасно защищены (и когда вся энергия морфогенеза уходит на создание мощной защиты зародыша, которому, так сказать, ничего не страшно, вплоть до путешествия по морским просторам), и так называемому *r*-отбору, когда диаспоры почти совершенно не защищены, но зато их так много, что какие-нибудь да и выживут. Пример, мне думается, просто хрестоматийный и, конечно, приходивший в голову авторам. К сожалению, никаких обобщений в книге нет, и даже если все они откладываются на завершающий том, то все равно в какой-то мере они и здесь были бы не лишними.

И еще одно замечание общего характера, которое при желании можно было бы и учесть при публикации следующих томов. Надо иметь в виду, что у книги будет много читателей. Вместе с тем приходится признать, что в нашей справочной и учебной литературе систематике растений очень не повезло. «Жизнь растений» — подписное издание и, следовательно, доступно только ограниченному контингенту читателей. «Систематика и филогения цветковых растений» А. Л. Тахтаджяна опубликована 20 лет назад и издана характерным для издательства «Наука» малым тиражом. Разумеется, «Сравнительная анатомия семян» тоже не претендует быть бестселлером, но своих читателей она найдет. Вместе с тем семейства, в ней рассмотренные, никак не характеризуются (кроме отнесения к определенному порядку). Должен признаться, что и мне, члену редколлегии «Жизни растений», и внимательному читателю всех ее семи томов не вспомнить, что собой представляет ряд семейств из числа приведенных в рецензируемой книге. А между тем было бы так просто внести в это дело ясность — хотя бы позаимствовать в очередном издании Willis такие, например, сведения: «сем. *Triuridaceae*, 7 родов и около 80 видов, тропические Америка, Африка и Азия; мелкие бесхлорофилльные растения». Такие дополнения увеличили бы текст книги максимум на три-четыре страницы, но не только придали бы ей бóльшую информативность, но и явились бы совершенно нелишней популяризацией современной систематики растений.

Подведем некоторые итоги. Первый том «Сравнительной анатомии семян» — прекрасное начало прекрасного замысла. Высокая компетентность авторского коллектива не оставляет сомнений в том, что и последующие тома будут выполнены на таком же высоком уровне. Хотелось бы в заключение сделать одно замечание, выходящее по сути дела за рамки рецензии. В последние годы наметился некоторый перелом в существовавшем в недавнем прошлом игнорировании работ на русском языке, особенно в англоязычной литературе. Недавно опубликованные на английском языке два тома «Злаков СССР» Н. Н. Цвелева служат тому приятным опровержением. Как известно, советское издательство «Мир» в последние годы достаточно успешно распространяет на западном книжном рынке английские и французские переводы ряда монографий и учебных пособий, вышедших в СССР. Вероятно, имело бы смысл выяснить аналогичную возможность и для «Сравнительной анатомии семян». Спрос за рубежом на такого рода издания достаточно стоек. R. Metcalf в одном из писем ко мне вспоминал, с каким трудом издательство Оксфордского университета согласилось опубликовать в 1950 г. первое издание «Anatomy of dicotyledons» и как коммерческий успех этой книги, потребовавший ряда допечаток, превзошел все ожидания. При этом, вероятно, лучше все же издавать такие книги на английском языке у нас, поскольку переводчиков, знающих английский язык, у нас больше, чем на Западе ботаников, владеющих русским. У меня нет сомнений, что такое издание встретило бы достаточный круг благодарных читателей.

А. А. Яценко-Хмелевский.

Ленинградская лесотехническая академия.

Получено 27 II 1986.

Изучение и охрана растительности Севера / Ред. В. Г. Чертовской. — Сыктывкар: Коми Филиал АН СССР, 1984. 144 с. Т. 500. Ц. 65 к.

V. G. SERGIENKO. (*A REVIEW*). STUDY AND PROTECTION OF VEGETATION OF THE NORTH. 1984

Рецензируемый сборник включает материалы, доложенные в 1982 г. на научной конференции в г. Архангельске, посвященной 100-летию со дня рождения известного русского ботаника-флориста И. А. Перфильева (Кашин, 1983). Сборник посвящен различным аспектам изучения структуры растительных сообществ, вопросам познания флоры и ее охраны и содержит 21 статью. В Предисловии (с. 3—4) говорится о вкладе Перфильева в дело изучения флоры Северного края, о последствиях отрицательного антропогенного воздействия на природу севера европейской части СССР. В соответствии с Продовольственной программой уделено внимание вопросам рационального использования растительных ресурсов, в том числе и растений как источников лекарственных веществ. Статьи по изучению флор различных районов севера европейской части СССР, по охране растительного покрова и отдельных видов растений составляют ядро сборника.

В статье В. А. Мартыненко и А. Н. Лащенковой «Флора северо-востока европейской части СССР и ее охрана» (с. 5—11) подводятся итоги флористического изучения европейского северо-востока, на территории которого в настоящее время зарегистрировано 1445 таксонов из 105 семейств. Авторы рассматривают флору как «динамичное природное явление» (с. 6). Ценно, что они придают немаловажное значение воздействию антропогенных факторов на изменение флоры, а также на редкие и охраняемые растения, из которых 126 видов включены в региональную Красную книгу Коми АССР. По характеру распространения, частоте встречаемости и степени изученности эти виды распределены на четыре группы. Авторы последовательно придерживаются той классификации охраняемых видов, которая была опубликована ими ранее (Лащенкова, Железнова, 1982). В статье ставится вопрос об уточнении местонахождений редких и единично собранных в республике видов. На территории же Архангельской обл. предлагаются новые районы для организации одного заповедника, шести заказников и пяти памятников природы.

В статье Н. Е. Варгиной с соавторами «О флористических исследованиях кафедры ботаники Ленинградского университета в Архангельской области» (с. 12—19) сообщается об итогах традиционных работ сотрудников кафедры по изучению флоры области, начатому еще А. Н. Бекетовым. Приведены картосхемы, на которых показаны пункты работы и маршруты ботанических отрядов начиная с 1964 г., а также местоположения конкретных флор, изученных сотрудниками кафедры по методу А. И. Толмачева. Итогом изучения флор явится схема флористического районирования данной территории. В статье уделено внимание новым находкам редких видов, относящихся к флористическим элементам, выделенным авторами.

Материалы, помещенные в статье Л. Н. Филипповой «Изучение растительности Кольского полуострова, задачи ее охраны и рационального использования» (с. 20—24), отражают историю изучения растительности и флоры Мурманской обл. Отмечено, что в результате планомерного изучения биологии местных видов флоры, и в первую очередь редких и подлежащих охране, осуществляются мероприятия по внедрению в культуру аборигенных растений региона.

Проблеме состояния и перспективе охраны болот, расположенных в тундре, лесотундре, крайнесеверной, северной и средней тайге, посвящена статья Р. Н. Алексеевой «Охраняемые болота на территории Коми АССР» (с. 25—30). Дана характеристика 17 выделенных ранее и охраняемых в настоящее время эталонных болот и болотных систем.

О. Н. Мироненко в статье «Редкие растения Архангельской области» (с. 31—35) приводит список 20 видов, охраняемых на территории области. Дополнительно рекомендовано для включения в региональную Красную книгу области еще 42 вида. По сравнению с данными более ранней работы Мироненко (1984) перечень видов, рекомендуемых для охраны, пополнился еще двумя. Можно было бы дополнить группу растений, рекомендованных автором к охране, не только редкими, но и эндемичными видами, а также видами, описанными из классических местообитаний в пределах области, так как предлагаемого для охраны их числа явно недостаточно, чтобы сохранить весь набор редких и ценных в научном отношении видов. Частично эта работа уже выполнена другими исследователями (Шмидт, Симачева, 1984), которые рекомендуют для охраны в пределах Архангельской обл. 182 вида.

В статье Л. П. Турубановой и Н. С. Котелиной «Луговой заказник в подзоне средней тайги Коми АССР» (с . 36—42) рассматриваются видовой состав и урожайность травостоя канареечникового луга в пойме нижнего течения р. Вычегды. Этот луговой массив был выделен авторами в качестве заказника с сохранением режима сенокошения и сбора семян. Изучение последствий такой формы охраны необходимо для сохранения луговых биогеоценозов.

В ряде статей (В. Г. Чертовской «О динамике лесных насаждений», с. 43—50; Н. И. Непомилуева «Лиственничные (*Larix sibirica*) редколесья Приполярного Урала», с. 51—68; Б. А. Семенов «Некоторые биолого-экологические особенности сосны Крайнего Севера», с. 69—75; В. Ф. Цветков «Закономерности роста сосны на Кольском полуострове», с. 76—85) дана геоботаническая и лесоводственная характеристики древесных пород и приводятся сведения о динамике численности сосны в разных типах лесов Мурманской обл. Отмечены высокая экологическая пластичность сосны и образование ею нескольких жизненных форм, на что указывала еще Н. И. Орлова (1972).

Часть статей посвящена изучению вопросов изменения видового состава, запасов и сроков наступления цветения в разных экологических условиях и после пожаров (В. Ф. Изотова «Влияние микроклиматических условий на наступление фазы цветения растений в северотаежных заболоченных лесах», с. 86—89; Н. А. Рыжова «Синузия черники (*Vaccinium myrtillus*) в лесах средней тайги (бассейн реки Печоры)», с. 90—95; А. А. Звонкова «Изменение видового состава и запаса мохово-лишайникового покрова в связи с пожарами в сосняках Севера», с. 96—101).

В статье В. Г. Бострем «Растительность как индикатор почв, почвообразующих пород и их дешифрование по аэроснимкам» (с. 102—107) изложен опыт ландшафтной индикации почв и почвообразующих пород и их дешифрование по аэрофотоматериалам.

М. П. Бахматова в статье «Применение онтогенетического метода для целей геоботаники и систематики растений» (с. 108—111) и Н. П. Писковацкова в статье «Возрастные состояния астрагала датского (*Astragalus danicus* Rets.)» (с. 112—114) раскрывают возможности применения основных критериев возрастных состояний на примере видов рода *Thalictrum* и *Astragalus danicus* при решении ряда вопросов систематики растений. Сведения о возрастных состояниях *A. danicus* имеют также большое значение для изучения жизненной формы данного вида.

Сообщением В. И. Кашина «История познания северных лекарственных растений» (с. 115—120) открывается серия статей, посвященных вопросам распространения промысловых угодий, урожайности и общих запасов дикорастущих ягодников, лекарственных и технических растений, а также съедобных грибов на территории Архангельской обл. (И. Н. Лукин «О распространении дикорастущих ягодников в Архангельской области», с. 121—125; Е. В. Зуева «Распространение и запасы плодов шиповника в южных районах Архангельской области», с. 126—130; Д. В. Трубин «Об определении северным лесоустройством запасов пищевых, лекарственных и технических растений», с. 131—133).

Завершает сборник статья В. Н. Нилова «Коллекционный фонд дендрологического сада Архангельского института леса и лесохимии как база интродукционных исследований на европейском Севере» (с. 134—138). В ней рассказывается о количественном составе арборифлоры и опыте работы садов и дендрариев северных ботанических учреждений. Работы, ведущиеся в этих учреждениях по интродукции древесных растений, в дальнейшем позволят обогатить местную флору новыми хозяйственно ценными и декоративными видами древесных растений, и в первую очередь породами лесопромышленного значения.

Результаты многолетних работ, опубликованные в сборнике в виде статей, изложены лаконично и на достаточно высоком научном уровне. Важность публикуемого материала не вызывает сомнений. Составители хорошо продумали последовательность размещения статей и тщательно их отредактировали. В книге почти нет опечаток. По своему содержанию книга является продолжением ранее вышедшего сборника «Охрана и рациональное использование растительных ресурсов на Севере» (1982), о котором уже упоминалось на страницах «Ботанического журнала» (Сергиенко, 1984).

Сборник полезен флористам, геоботаникам, ботанико-географам, систематикам, интродукторам, озеленителям и специалистам по охране природы.

ЛИТЕРАТУРА

Кашин В. И. Шестые Перфильевские чтения (Архангельск, 25—26 III 1982). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1143—1144. — *Лащенкова А. Н., Железнова Г. В.* Растения. — В кн.: Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1982, с. 34—151. — *Мироненко О. Н.* Нуждающиеся в охране растения и фитоценозы Архангельской области. — В кн.: Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск: Кн. изд-во, 1984, с. 64—70. — *Орлова Н. И.* Сосна в Мурманской области. — В кн.: Флора и растительность Мурманской области. — Л.: Наука, 1972, с. 3—32. — *Охрана* и рациональное использование растительных ресурсов на Севере: Тр. Коми филиала АН СССР, 1982, № 56. 136 с. — *Сергиенко В. Г.* (*Рец.*) Охрана и рациональное использование растительных ресурсов на Севере, 1982. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1575—1578. — *Шмидт В. М., Симачева Е. В.* Материалы к охране флоры Архангельской области. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1984, вып. 3, № 9, с. 50—54.

В. Г. Сергиенко

Ленинградский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства.

Получено 29 XII 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 Бот. журн., т. 72, № 4

Proceedings of the 4th Symposium on Synanthropic Flora and Vegetation. Acta Botanica Slovaca Academiae Scienciarum Slovacae. Series A. Taxonomica, Geobotanica, Suppl. 1/Ed. L. Mucina. 362 p. Bratislava, 1984 (**Сообщения IV симпозиума по синантропной флоре и растительности**/ Ред. Л. Муцина)

B. A. MIRKIN, K. M. RUDAKOV. (*A REVIEW*)

Из короткого «Введения», которое написано редактором тома L. Mucina (ЧССР), мы узнаем, что симпозиум проходил с 7 по 11 VI 1982 г., в нем приняли участие 102 ученых из 9 стран и что в рецензируемый том включены 43 избранных сообщения, опубликованных на немецком (26) и английском (17) языках.

Поскольку статьи расположены в тексте по алфавиту, мы рассмотрим их содержание, сгруппировав по тематическим разделам.

1. Работы общетеоретического характера и посвященные синантропной флоре и растительности в широком смысле (как объединению разных классов флористической системы). Наибольший интерес представляет, видимо, статья H. Schlüter (ГДР), в которой рассмотрена девятибалльная шкала оценки синантропности / естественности растительных сообществ на основе учета признаков структуры и флористического состава (доля синантропных видов) и степени нарушенности местообитаний человеком. На девяти «полках» этой системы разложены все варианты растительности от заповедных лесов до временных рудеральных группировок. A. Jurko (ЧССР) рассматривает более частный, но примыкающий к обсуждаемой Schlüter проблеме вопрос о степени сходства и различия естественных буковых лесов и созданных на их месте искусственных посадок из *Robinia pseudoacacia*, *Pinus nigra* и др. Искусственные леса светлые, в их составе больше

доля антропофитов и терофитов. Общее видовое богатство их выше, хотя лесные тенелюбивые виды выпадают.

A. Pyšek (ЧССР) рассматривает возможности индикации характера антропогенных влияний (начиная от внесения удобрений и заканчивая нефтяными загрязнениями) по рудеральным сообществам. Сама по себе постановка вопроса перспективна, но следует учесть, что любая индикация возможна только на основе вероятностного подхода с применением соответствующего статистического аппарата.

Попытку понять особенности синантропных растений как представителей группы R-стратегов с коротким жизненным циклом и высокой семенной продуктивностью с позиций физиолога сделал P. Eliáš (ЧССР). Приводимые им данные о гетерогенности группы синантропных растений (присутствие видов из групп с фотосинтезом типа C_3 и C_4, разное отношение к азоту и т. д.) представляют немалый научный интерес, так как обычно рудеральные растения были «пасынками» физиологии растений.

Общим вопросам характеристики синантропной флоры и растительности горных районов ЧССР посвящена работа J. Husákova (ЧССР). V. Zacha (ЧССР) рассматривает расселение в Словакии антропофильных видов (*Iva xanthifolia*, *Hibiscus trionum*, *Ambrosia artemisiifolia*).

2. Работы по флоре и растительности специфических антропогенных ландшафтов. Обращает на себя внимание статья S. Hejný (ЧССР) «Растительность берегов Нила и ирригационных систем Египта как сельскохозяйственный комплекс». Автор установил 42 сообщества (водных, влажных почв, кустарниковых, рудеральных и др.) и выделил их сочетания (ценохоры), соответствующие различным типам прибрежной поясности, комплексам растительности различных каналов и т. д. В соответствии с принятыми в направлении Браун-Бланке установками симфитосоциологии приведены соответствующие таблицы распределения сообществ по разным ценохорам и многочисленные профили, показывающие примеры конкретных сочетаний сообществ.

D. Brandes (ФРГ) дает характеристику флоры и растительности окрестностей 57 вокзалов Севера ФРГ, где им установлено свыше 60 ассоциаций и безранговых сообществ. Автор считает, что наиболее интересные участки растительности некоторых из вокзалов следует объявить памятниками природы. Аналогичные данные для речных портов Дуная, Эльбы и ее притока Молдау в ЧССР приводит V. Jehlík (ЧССР), а A. Pyšek, J. Osbornová и P. Pyšek (ЧССР) — для Пражских мельниц. W. Kunick (ФРГ) обсуждает результаты картирования растительности урбанизированных местообитаний Штутгарта. Общая флора города достаточно велика и включает 627 дикорастущих и 286 культурных видов.

Интересна методическая работа, написанная редактором сборника Mucina и M. Zaliberová, о количественной классификации растительности и установлении зон в прибрежьях отстойников сахарных заводов. Используя два варианта кластерного анализа, авторы показали хорошее соответствие результатов системе Браун-Бланке.

3. Работы по сегетальной растительности. Этой актуальной проблеме в сборнике уделено больше внимания, чем прочим. В трех статьях W. Hilbig и H. Jager (ГДР), Z. Kropáč (ЧССР) и A. Terpó и P. Erdös (ВНР) обсуждаются изменения в составе сегетальной растительности за последние 25—30 лет. Hilbig и Jage, изучая и анализируя динамику состава сорных видов в районе Дюбенер Хейде (округ Галле) на площади 25 км^2 по результатам повторного детального картирования в масштабе 1 : 25 000, показали, что количество видов на кислых и бедных почвах уменьшилось, а на богатых, напротив, увеличилось вследствие внесения удобрений и известкования. Возросло обилие видов, устойчивых к гербицидам. В результате интенсивной агротехники и применения гербицидов более сходным стал флористический состав сообществ на разных почвах, исчезли многие диагностические виды; в пределах ранее установленных ассоциаций выделены новые субассоциации и варианты.

Kropáč, рассмотрев динамику сегетальных видов в синтаксономическом аспекте, так же, как и Hilbig, констатировал значительные изменения не столько в списке видов, сколько в их постоянстве и распространении. В частности, по его данным, резко упало постоянство видов союза Caucalidion. Стало меньше видов порядка Secalietalia и класса Secalietea, но резко возросло участие малолетников из класса Chenopodietea. Terpó, Erdös указывают на появление и массовое распространение в Венгрии таких видов, как *Orobanche cumana*, *Iva xantifolia*, *Sorghum halepense*, *Panicum ruderale*, и особо подробно останавливаются на особенностях формы озимого овсюга *Avena sterilis* subsp. *ludoviciana*, в последние годы ставшего массовым на полях.

S. Mochnacký (ЧССР) характеризует 6 известных ассоциаций в южной части Восточно-Словацкой области, Z. Wójcik (ПНР) — ассоциацию Consolido-Brometum, распространенную на северо-востоке Польши по местообитаниям, которые в естественных условиях заняты Querco-Carpinetum.

Интересна работа F. Kühn (ГДР) об отношении сорных видов к богатству почвы. Проанализировав распределение 400 видов сорных растений по почвам 8 классов бонитета, автор составил соответствующую шкалу, на основе которой предлагает оценивать необходимость внесения удобрений.

Весьма интересно сообщение J. Linhart и F. Volf (ЧССР) о сегетальных сообществах на рекультивируемых землях промышленных отвалов. Состав сорных видов сходен в разных культурах. Несмотря на то что сорняки массовы (покрытие от 15 до 70 %), авторы не рекомендуют проводить с ними интенсивную борьбу, так как сегетальные виды часто в большей степени, чем культурные растения, способны дифференцировать почвенный профиль на генетические горизонты. E. Hajnalova (ЧССР) сообщает данные о составе сорных видов в археологических образцах бобовых и хлебных злаков из погребений Романского периода в Северной Болгарии. A. Kurtto (Финляндия) приводит данные о 56 сорных видах, завезенных в Финляндию вместе с соей и подсолнечником из Китая и США.

Статья M. Rajczyová (ЧССР) носит агрономическую направленность и показывает влияние предшественников на засоренность злаковых культур.

4. Работы по рудеральной растительности. Этого популярнейшего объекта современной фитоценологии касаются многие авторы при характеристике синантропной растительности в широком смысле, однако специально рудеральной растительности посвящены 3 работы. F. Grüll (ЧССР), опираясь на рассмотренные ниже принципы дедуктивной классификации K. Kopecký (ЧССР), анализирует сообщества новостроек Брно; говоря о роли рудеральных сообществ, он подчеркивает как их пользу (улучшение микроклимата, уменьшение запыленности территории), так и вред — это резерваты вредных насекомых, промежуточные хозяева вредителей культурных растений, источники аллергенов, возможные поставщики семян анемохорных видов на поля. S. Klotz (ГДР) выделил комплексы рудеральных сообществ для новостроек города Галле с использованием принципов синфитосоциологии. Š. Husak (ЧССР) привел данные о биомассе рудеральных сообществ вокруг рыбных прудов. O. Kontrišova (ЧССР) охарактеризовала растительность окрестностей алюминиевых предприятий.

5. Синтаксономические работы. Уже отмечалось, что как результат высокого уровня развития классификации на флористической основе синтаксономия оказывается как бы стоящей за всеми работами сборника. В странах, где используется система Браун-Бланке, стадия инвентаризации растительности в основном уже пройдена и установленными синтаксонами пользуются примерно так же, как и видами. Но для антропогенной растительности создание классификации сложнее, чем для естественных сообществ, и потому некоторые статьи специально посвящены синтаксономическому аспекту. Среди них следует выделить статью K. Kopecký (ЧССР), в которой анализируются итоги работы предложенным им ранее (Kopecký, 1978; Kopecký, Hejný, 1978,[1] и др.) методом так называемой дедуктивной классификации.

Суть подхода заключается в следующем. Под действием антропогенных факторов видовой состав серийных сообществ в ряде случаев сильно обедняется, часто сохраняются виды только с широкой эколого-ценотической амплитудой, т. е. диагностические виды высших синтаксонов, поэтому при определении места таких «базальных» сообществ (Basalgesellschaften) в уже существующей системе синтаксонов невозможно указать ассоциацию или даже союз, а определить только принадлежность к классу и порядку. Так же обстоит дело с производными сообществами (Derivatgesellschaften), которые отличаются от базальных высоким проективным покрытием одного или нескольких сопутствующих, т. е. не обладающих высокой диагностической ценностью, видов. В описанной ситуации идентификация сообществ идет дедуктивно, причем этот процесс останавливается, как правило, на ранге порядка или союза, и в этом случае говорят о базальном, или производном, сообществе соответствующего порядка или союза.

---

[1] Работы, цитируемые авторами рецензируемого сборника, в библиографию к рецензии не вошли.

Принципы Kopecký использовал K. V. Sýkora (Нидерланды) для переобработки описаний союза Lolio-Potentillion anserinae, объединяющего низкотравные пойменные пастбища переувлажненных почв с доминированием *Agrostis stolonifera*. E. Hadač (ЧССР) анализирует синтаксономическую неоднородность сообществ с доминированием *Urtica dioica*, ареал доминирования которой охватывает условия местообитания нескольких союзов. L. Marković (ФРЮ) анализирует синтаксономию сообществ с *Impatiens grandulifera*, а K. Kubát (ЧССР) — с *Rumex longifolius*.

6. Синдинамические работы. Динамические идеи, подобно синтаксономии Браун-Бланке, также в той или иной мере характерны для многих работ сборника, хотя специальных работ, посвященных изучению динамики, немного. Среди них отметим работу K. Prach (ЧССР), изучавшего процессы самозарастания отвалов вокруг карьеров бурого угля. Это редкий для европейской фитосоциологии случай последовательного применения прямого градиентного анализа вдоль оси времени, т. е. построения хроноклина (Миркин, Розенберг, 1983). Кроме сопоставления отвалов разного возраста, Prach использовал и наблюдения на постоянных квадратах, сопровождая их тщательным картированием. К сожалению, этим методом не воспользовались два других автора, участвующих в сборнике, — M. Kaleta (ЧССР), изучавший сукцессию ретрогрессии растительности под влиянием магнезитовой пыли и выбросов сталелитейных предприятий, и I. Háberová (ЧССР), проследившая влияние выпаса овец на злаковники плато Плесивска Планина в Словакии. Методы градиентного анализа очень информативны при изучении любых сукцессионных смен, хотя классы градиента, естественно, могут быть установлены в разных случаях по-разному.

7. Работы по экологии, биологии и распространению отдельных видов. Erdös (ВНР) рассматривает первичных и вторичных хозяев двух видов рода *Cuscuta* (*C. campestris*, *C. epithymum*). Первые результаты биоэкологического изучения рода *Bryonia* приводят L. Lhotská и J. Husáková (ЧССР). Osbornová описывает процессы дифференциации популяций *Solanum eleagnifolium* в Греческой Македонии, D. L. Schultz (ГДР) — распространение в Европе видов *Galinsoga*, L. Veri и G. Pacioni (Италия) — особенности развития корневой системы *Pinus nigra* subsp. *nigra* при облесении склонов в Аппенинах.

Несколько работ в сборнике стоят особняком и не могут быть отнесены ни к одному из обсуждавшихся разделов. Это статьи о микромицетах, паразитирующих на листьях растений в сообществах отвалов угольных шахт (K. Dolejš, ЧССР) и лихенофлоре каменных стен районов виноградарства Западной Словакии (A. Lackovičová, ЧССР); сообщения K. Marhold, B. Čunderlíkova (ЧССР) о создании травяных покрытий лыжных трасс в высокогорьях Словакии для борьбы с эрозией почв и L. Vaněčkova (ЧССР) об использовании аэрометодов при картировании растительности.

Сборник заключает небольшая статья директора Института ботаники в Пругонице под Прагой S. Hejný «IV симпозиум по синантропной флоре и растительности. Заключительные замечания», в которой подчеркнут расширяющийся от симпозиума к симпозиуму охват проблемы и контингент его участников.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Ботаника, 1984, вып. 5, с. 139—222. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с.

Б. М. Миркин, К. М. Рудаков.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Поступило 5 XI 1985

CONTENTS

Page

Samylina V. A. The stages of development of the North-East Asian flora in Cretaceous period . . . 417

Danilova M. F., Kashina T. K. Ultrastructure of glandular scales in *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) in connection with their possible involvement in the synthesis of steroid hormones and gibberellins . . . 427

Oganezova G. G. Characteristics of seed and fruit anatomical structure in some representatives of subfamily *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) in connection with their systematics and phylogeny . . . 436

COMMUNICATIONS . . . 448

Stephyrtza A. G. *Rosa* and *Sorbus* (*Rosaceae*) genera in the early Sarmatian flora of Bursuk (Moldavia) . . . 448

Makarova I. I., Katenin A. E. Lichens of the plain south-west coast of the Chukotka peninsula . . . 455

Okolodkov Yu. B. Phytoplankton indicators of the Pacific current in the Chukotka Sea 464

Boyko M. F. On sphagnum mosses of the steppe zone in the European part of the USSR 466

Korovin V. V. Common features in the structure of anomalous woods . . . 472

Serov V. P. Anatomo-carpologic differences between species of the genus *Atragene* (*Ranunculaceae*) in the flora of the USSR . . . 477

Nikolaeva M. G., Pozdova L. M., Polyakova E. N., Daletskaya T. V., Rasumova M. V., Firsov G. A. A study on the potential in the rapid seed germination of woody plants with deep dormancy . . . 480

Kaipiyainen E. L., Semikhatova O. A. The relationship between respiration and grossphotosynthesis in *Oxyria digyna* (*Polygonaceae*) plants during vegetative period under different environmental conditions . . . 489

Yarmishko V. T., Tsvetkov V. F. Structure, reserves and distribution in soil of root systems in plants of young pine stands of Kolsky peninsula . . . 496

Deyeva N. M. Structure of phytomass of sylvan phytocoenoses in the north-western part of Putorana plateau . . . 505

Kalinina S. I., Laidinen G. F. Variability of natural island populations of *Festuca pratensis* and *Dactylis glomerata* (*Poaceae*) . . . 511

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . 518

Vikulin S. V. A new oak species of subgenus *Erythrobalanus* (*Fagaceae*) in early Oligocene flora from Pasekovo (south of the Middle Russian upland) . . . 518

FLORISTIC FINDINGS . . . 523

Kozhevnikov A. E. *Carex pachystachya* (*Cyperaceae*) — the new species in the flora of the USSR . . . 523

Kurbanov D. The new genus and species of the *Asteraceae* family in the flora of Middle Asia (from the North-West Kopetdagh) . . . 525

Papchenkov V. G., Dimitriev A. V. On some new and rare plants in Chuvash flora . . . 526

Kamelin R. V., Zabelina N. I. *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) — the new genus and species in the flora of Middle Asia . . . 528

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH . . . 530

Andreyashkina N. I. On the method of determination of annual increment, leaf fall and rate of decomposition in the communities of hypoarctic shrubs and undershrubs . . . 530

Berezina O. V., Korchagin Yu. Yu. On the method of leaf mesostructure valuation in species of the genus *Triticum* (*Poaceae*) in connection with the structural features of its chlorophyll bearing cells . . . 535

CHROMOSOME NUMBERS . . . 542

Zemskova E. A., Ciklauri M. T. Chromosome numbers in some species of the genus *Carduus* (*Asteraceae*) in the flora of Caucasus . . . 542

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES . . . 543

Korchagina N. I. In memory of Olga Ioakinfovna Kuzeneva (in connection with the centenary of her birth) . . . 543

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 548

Yatsenko-Khmelevsky A. A. (*A review*). Comparative seed anatomy. 1985 548
Sergienko V. G. (*A review*). Study and protection of vegetation of the North. 1984 . . . 552
Mirkin B. M., Rudakov K. M. (*A review*). Proceedings of the 4th Symposium on Synantropic Flora and Vegetation. 1984 554

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Самылина В. А. Этапы развития флоры Северо-Востока Азии в меловом периоде . . . 417

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Ультраструктура железистых чешуек *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) в связи с их возможным участием в синтезе стероидных гормонов и гиббереллинов . . . 427

Оганезова Г. Г. Особенности анатомической структуры плодов и семян некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией . . . 436

СООБЩЕНИЯ . . . 448

Штефырца А. Г. Роды *Rosa* и *Sorbus* (*Rosaceae*) раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия) . . . 448

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники равнинного юго-западного побережья Чукотского полуострова . . . 455

Околодков Ю. Б. Фитопланктонные индикаторы Тихоокеанского течения в Чукотском море . . . 464

Бойко М. Ф. О сфагновых мхах степной зоны европейской части СССР . . . 466

Коровин В. В. Общее в строении аномальных древесин . . . 472

Серов В. П. Анатомо-карпологические различия между видами рода *Atragene* (*Ranunculaceae*) флоры СССР . . . 477

Николаева М. Г., Поздова Л. М., Полякова Е. Н., Далецкая Т. В., Разумова М. В., Фирсов Г. А. Изучение возможности ускоренного проращивания семян древесных растений с глубоким покоем . . . 480

Кайбеяйнен Э. Л., Семихатова О. А. Отношение дыхания к гроссфотосинтезу у растений *Oxyria digyna* (*Polygonaceae*) в течение вегетационного периода в различных условиях произрастания . . . 489

Ярмишко В. Т., Цветков В. Ф. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова . . . 496

Деева Н. М. Структура растительной массы лесных фитоценозов северо-западной части плато Путорана . . . 505

Калинина С. И., Лайдинен Г. Ф. Изменчивость природных островных популяций *Festuca pratensis* и *Dactylis glomerata* (*Poaceae*) . . . 511

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 518

Викулин С. В. Новый вид дуба из подрода *Erythrobalanus* (*Fagaceae*) в раннеолигоценовой флоре села Пасеково (юг Среднерусской возвышенности) . . . 518

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 523

Кожевников А. Е. *Carex pachystachya* (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры СССР . . 523

Курбанов Д. Новый род и вид семейства *Asteraceae* для флоры Средней Азии из северо-западного Копетдага . . . 525

Папченков В. Г., Димитриев А. В. О некоторых редких и новых растениях во флоре Чувашии . . . 526

Камелин Р. В., Забелина Н. И. *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) — новый род и вид флоры Средней Азии . . . 528

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 530

Андреяшкина Н. И. К методике определения годичного прироста, опада и скорости разложения в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков . . . 530

Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток 535

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . 542

Земскова Е. А., Циклаури М. Т. Числа хромосом некоторых видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа . . . 542

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . 543

Корчагина Н. И. Памяти Ольги Иоакинфовны Кузеневой (к 100-летию со дня рождения) . . . 543

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 548

Яценко-Хмелевский А. А. (*Рецензия*). Сравнительная анатомия семян. 1985 . . . 548

Сергиенко В. Г. (*Рецензия*). Изучение и охрана растительности Севера. 1984 . . . 552

Миркин Б. М., Рудаков К. М. (*Рецензия*). Сообщения IV Симпозиума по синантропной флоре и растительности. 1984 . . . 554

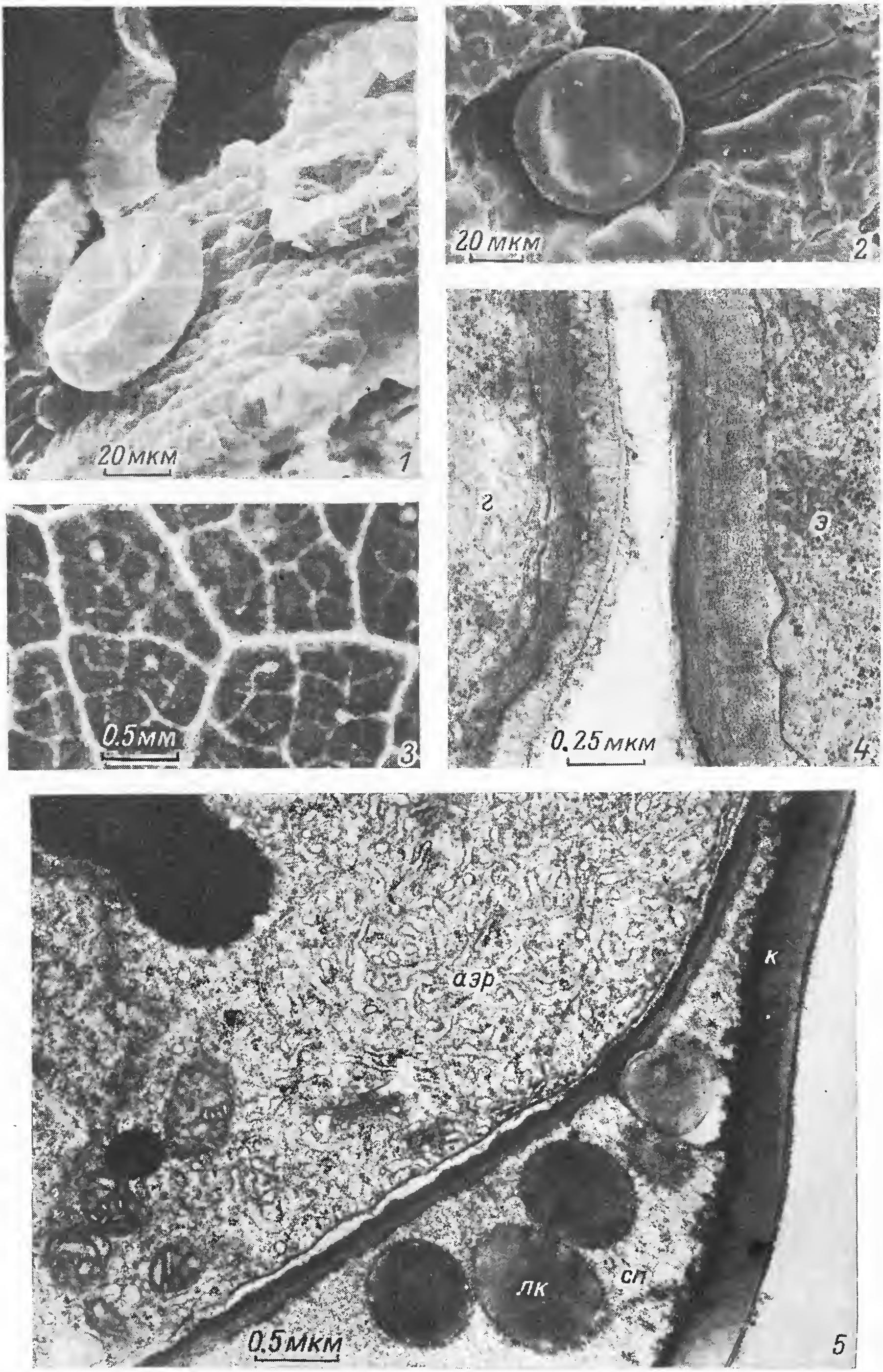


Таблица I. Железистые чешуйки *Perilla ocymoides*, снятые с помощью сканирующего (*1*, *2*), светового (*3*) и трансмиссионного (*4*, *5*) микроскопов.

1 — на абаксиальной поверхности зачатка; *2* — на крупном листе цветущего растения; *3* — вблизи окончаний мелких жилок на пожелтевшем листе с НО; *4* — слева — оболочка и кутикула (*к*) клетки железистой головки чешуйки (*г*), справа — эпидермы (*э*); *5* — фрагмент головки чешуйки (зачаток листа, НО) в стадии активной секреции: обилие агранулярного эндоплазматического ретикулума (*аэр*) в цитоплазме и липидные капли (*лк*) в субкутикулярной полости (*сп*).

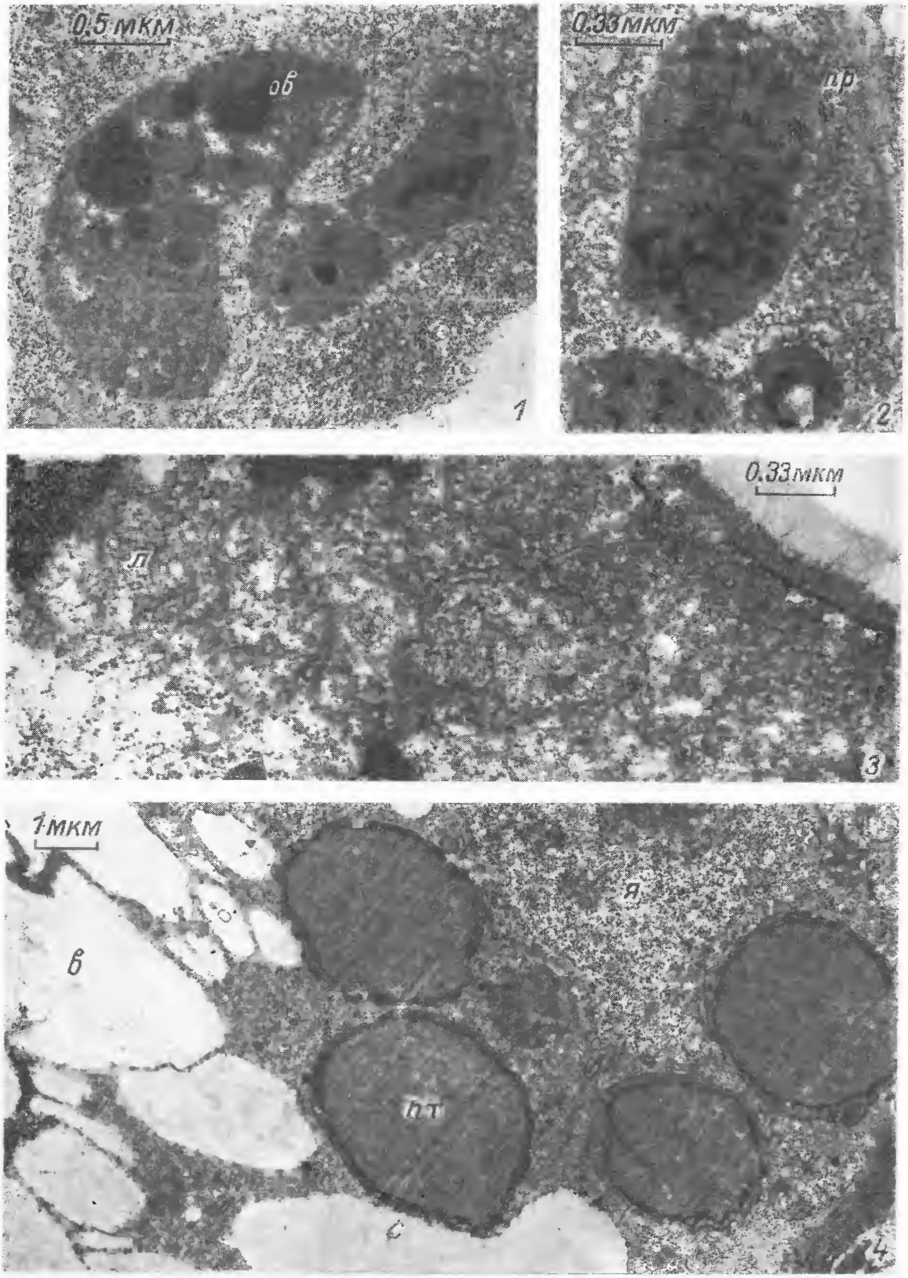


Таблица II. Пластиды железистой чешуйки *Perilla ocymoides.*

1 — в головке той же чешуйки, что и на рисунке в тексте, *1*; *2* — в ножке чешуйки (зачаток листа, 3 КД); *3* — в головке той же чешуйки, что и на рисунке в тексте, *2*; *4* — в базальной клетке той же чешуйки, что и на рисунке в тексте, *3*. *ов* — осмиофильные включения, *пр* — периферический ретикулум, *л* — ламелла, *пт* — предтилакоидное тело, *в* — вакуоль, *я* — ядро.

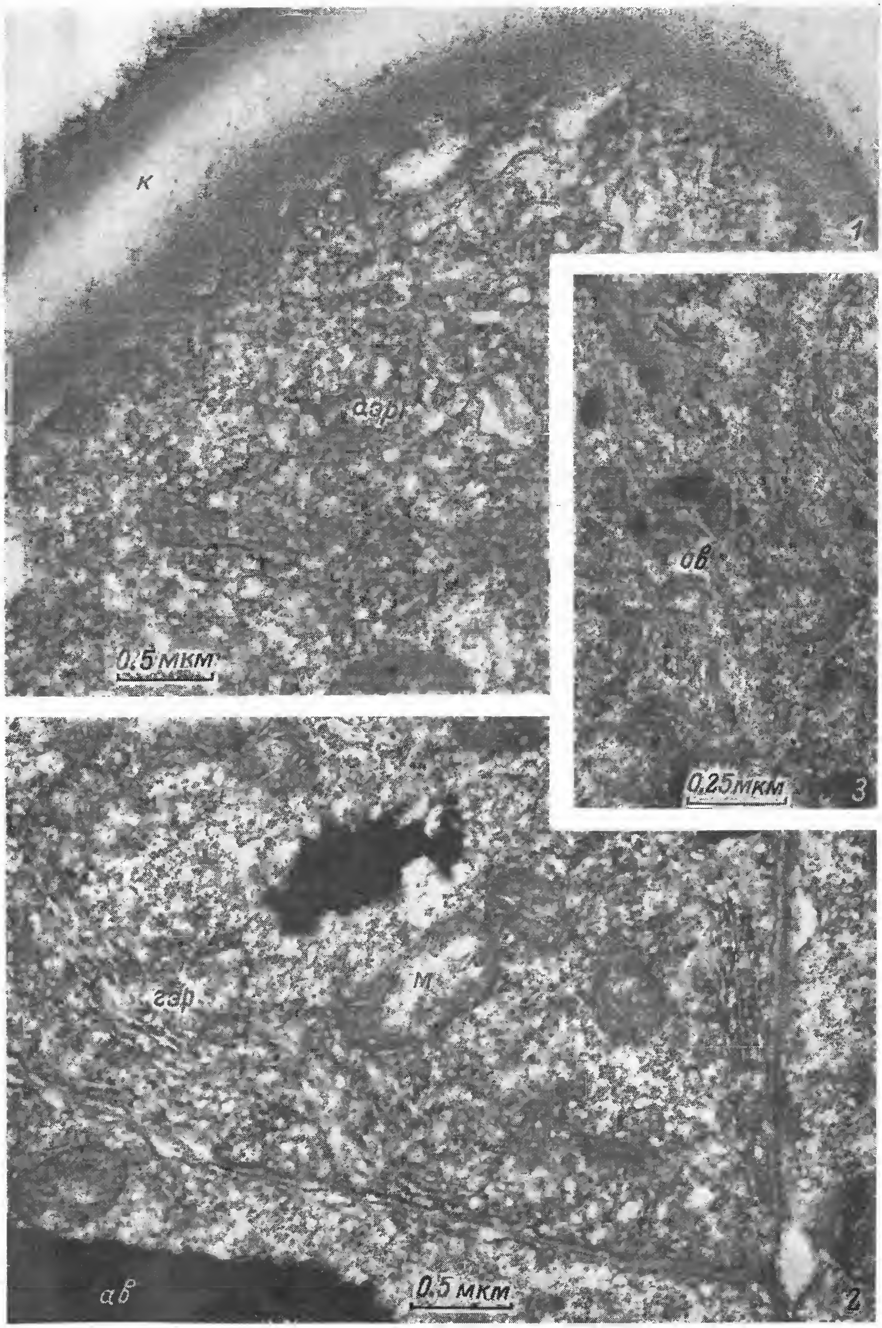


Таблица III. Фрагменты клеток головки чешуйки с НО (*1*, *2*) и с КД (*3*).

1 — вблизи наружной и *2* — внутренних стенок при переходе к секреции (зачаток листа) и *3* — во время секреции (лист 3.5 см). *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *ав* — автофаговая вакуоль, *м* — митохондрия, остальные обозначения, как в таблицах I, II.

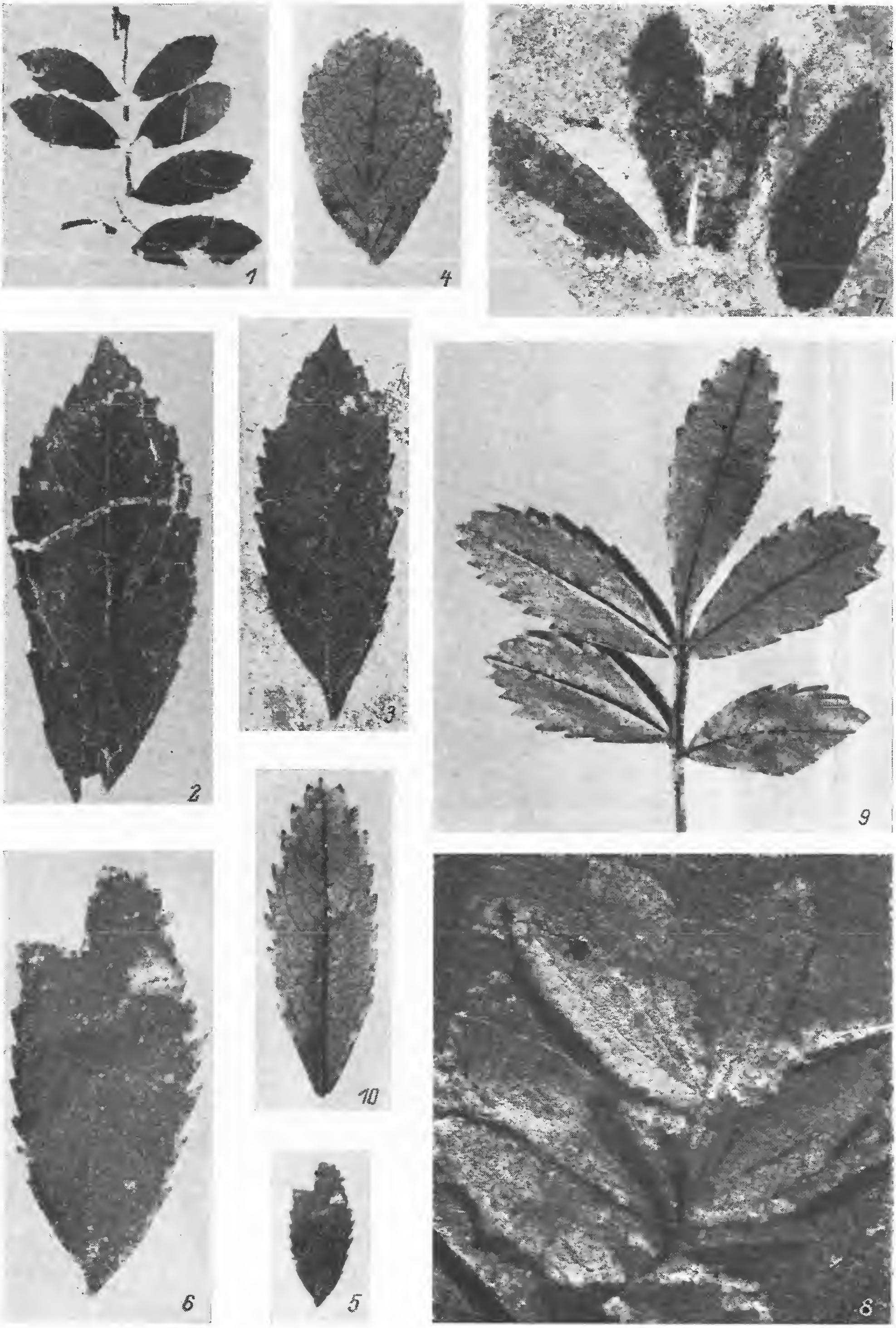


Таблица I. *Rosa iljinskiae* (*1—3*), *R. cathayensis* (*4*), *Rosa* sp. (*5*, *6*), *R. bursukensis* (*7*, *8*), *R. foliolosa* (*9*, *10*).

1 — голотип, отп. 1206, нат. вел.; *2* — то же, его листочек, ×3.5; *3* — отп. 1216, ×3; *4* — листочек, ×3; *5* — отп. 1213, нат. вел.; *6* — то же, ×3; *7* — голотип, отп. 1211, ×3; *8* — его противоотпечаток 1211а, ×3; *9* — лист, ×3; *10* — листочек другого листа, ×3.

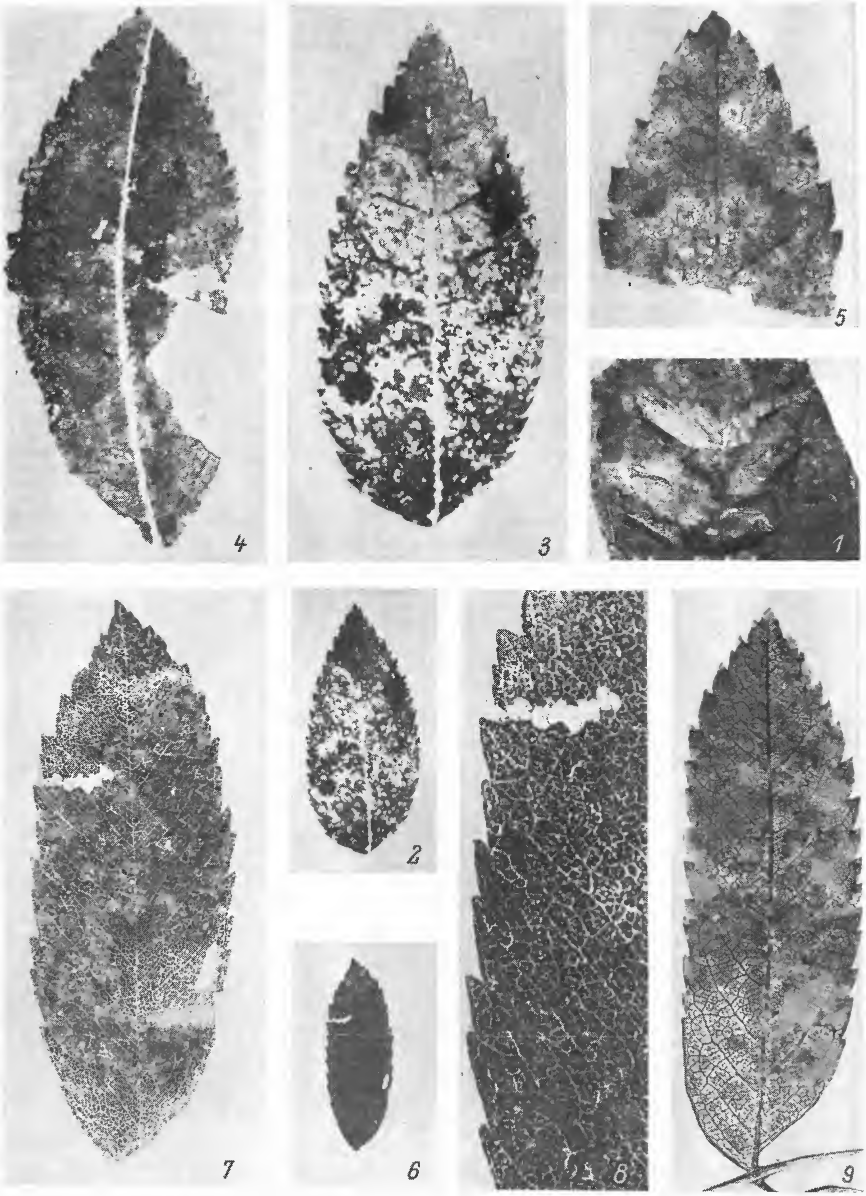


Таблица II. *Rosa bursukensis* (*1*), *R. petraschkevichii* (*2—5*), *Sorbus danastrensis* (*6—8*), *S. americana* (*9*).

1 — голотип, противоотпечаток 1211а, нат. вел.; *2* — отп. 1174, нат. вел.; *3* — то же, ×2; *4* — отп. 1372, ×1.5; *5* — отп. 1172, ×3; *6* — голотип, отп. 1218, нат. вел.; *7* — то же, ×3; *8* — то же, фрагмент, ×5; *9* — листочек, ×3.

К ст. С. В. Викулина, с. 520

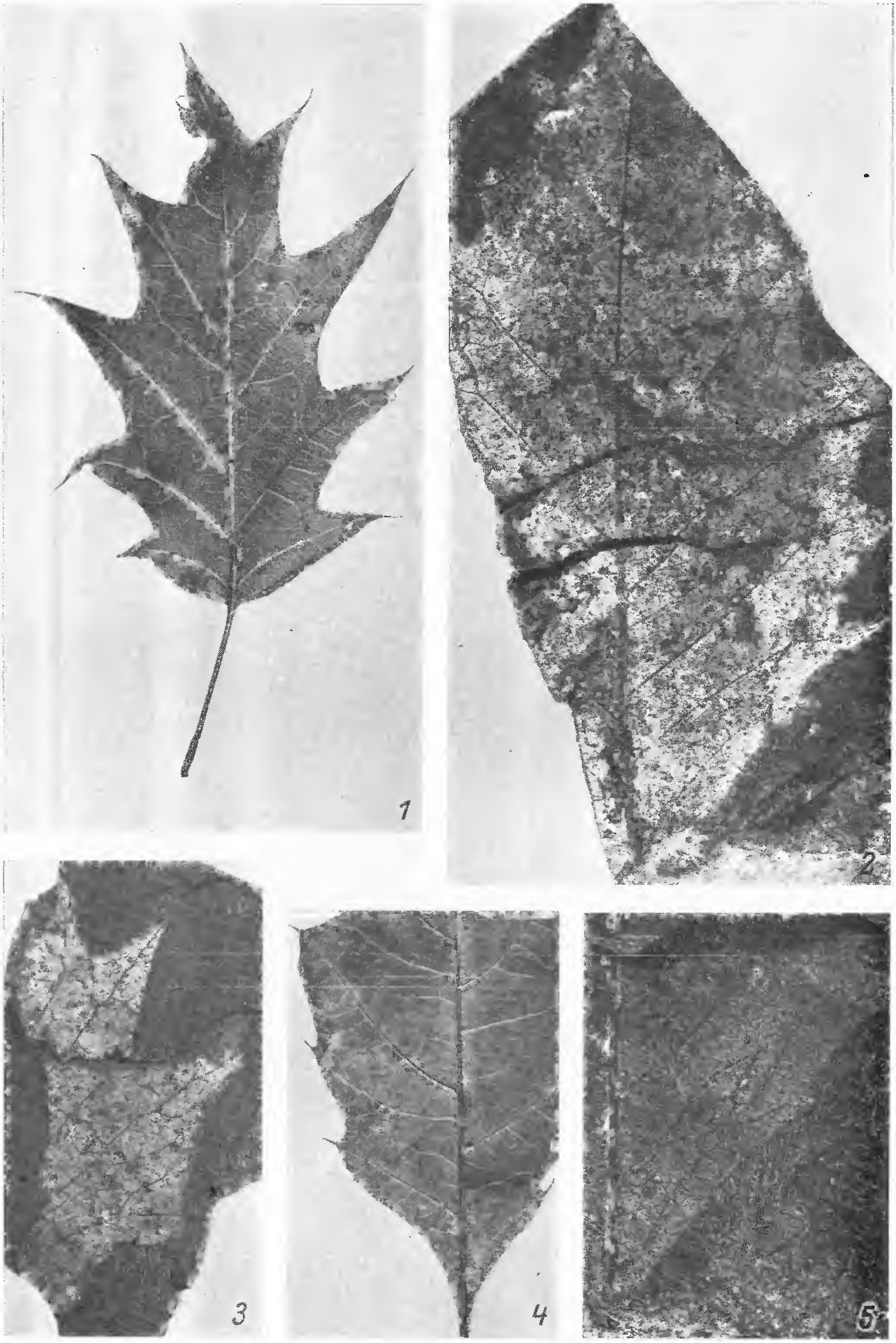


Таблица I. *Quercus pseudoalexeevii* (*2*, *3*, *5*), Пасеково, Воронежская обл., нижний олигоцен, и *Q. rubra* (*1*, *4*), Северная Америка.

1 — лист, Canada, Ontario, coll. W. G. Dore and L. Van Rens, 16 958 (LE), нат. вел.; *2* — голотип, отпечаток листа, обр. 10, кол. 1392 (БИН), Пасеково, нат. вел.; *3* — отпечаток части листа с сохранившейся третичной сетью жилкования, обр. 11, кол. 1392 (БИН), Пасеково, нат. вел.; *4* — основание листа, 16 958 (LE), нат. вел.; *5* — основание листа, в низко отходящий зубец входит первая снизу от основания листа жилка, обр. 15, кол. 1392 (БИН), Пасеково, ×2.

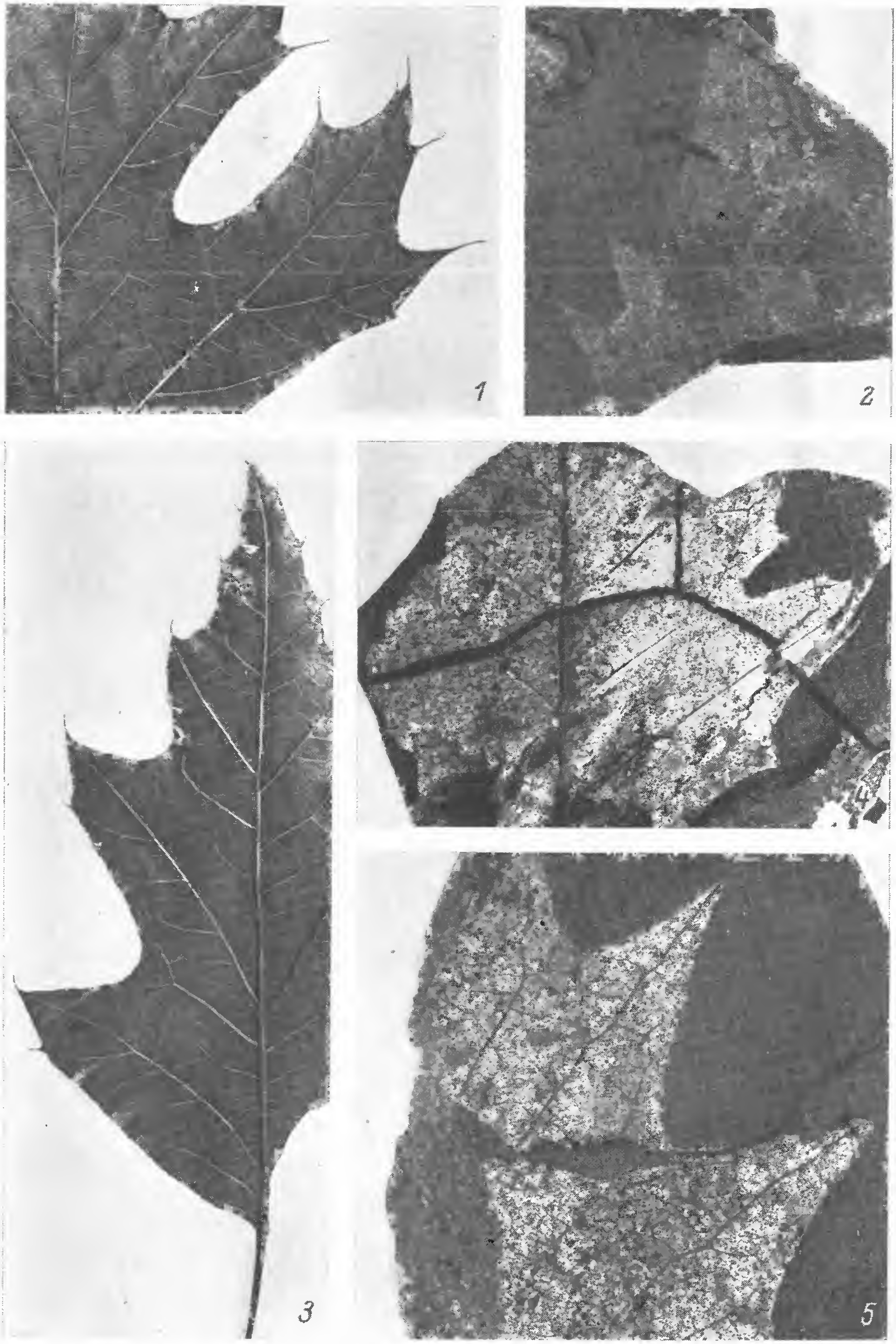


Таблица II. *Quercus velutina* (*1*), Северная Америка, *Q. graciliramis* (*3*), Мексика, и *Q. pseudoalexeevii* (*2*, *4*, *5*), Пасеково, Воронежская обл., нижний олигоцен.

1 — фрагмент лопасти, USA, North Carolina, Baltimore, 1254 (LE), нат. вел.; *2* — верхушка листа, обр. 16, кол. 1392, нат. вел.; *3* — лист, Mexico, Nuevo Leon, C. H. and M. T. Mueller, 1106 (LE), нат. вел.; *4* — фрагмент листа, обр. 13, кол. 1392, нат. вел.; *5* — участок листа, обр. 11, кол. 1392, ×2.

К ст. О. В. Березиной, Ю. Ю. Корчагина, с. 538

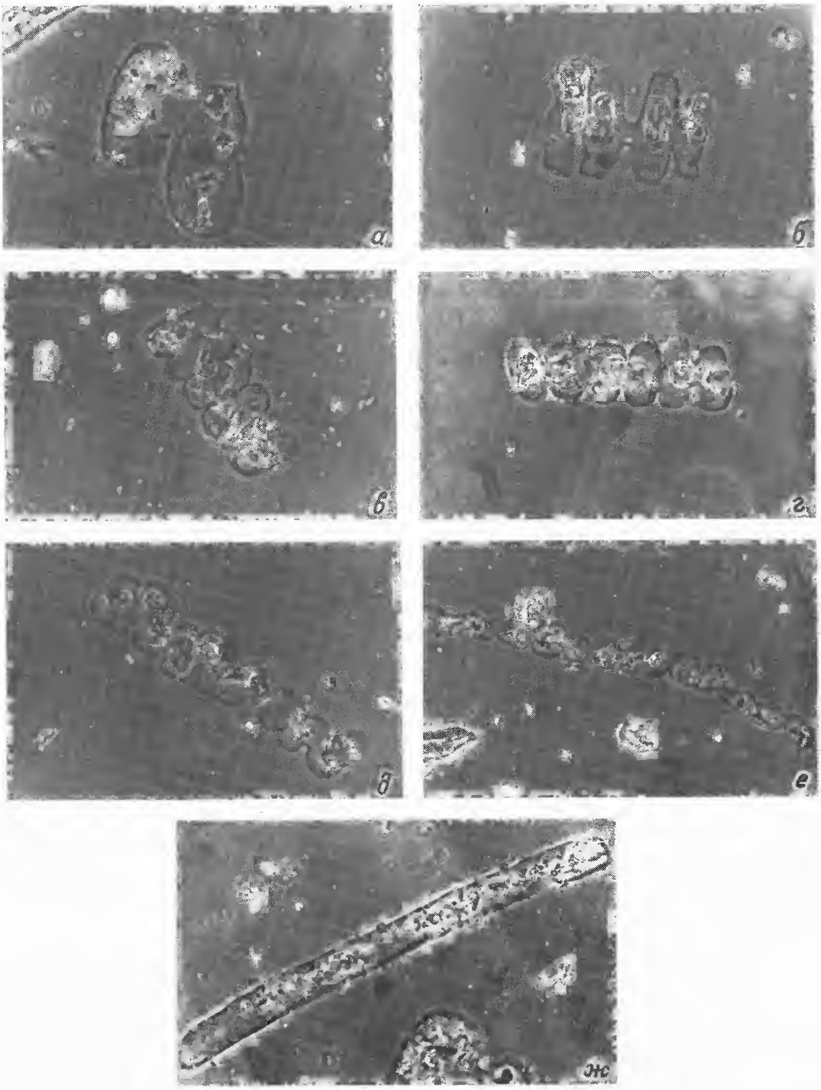


Таблица. Отдельные типы хлорофиллоносных клеток листа пшеницы *Triticum aestivum* (сорт Лютесценс 1848, 5-й ярус, ×540, фазовый контраст).

а—е — различные типы клеток мезофилла, *ж* — клетка обкладки проводящего пучка.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 4, 417—560.